

**CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LA RED
TRÓFICA MARINA COSTERA DE LA ZONA CENTRAL DEL PACÍFICO
COLOMBIANO**

JULIANA LÓPEZ GARCÍA



**UNIVERSIDAD DEL VALLE
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
SANTIAGO DE CALI
ABRIL DE 2015**

**CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LA RED
TRÓFICA MARINA COSTERA DE LA ZONA CENTRAL DEL PACÍFICO
COLOMBIANO**

JULIANA LÓPEZ GARCÍA

**Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar el título de
Magister en Ciencias-Biología**

Director

Andrés Felipe Navia, Ph.D.

Codirector

Alan Giraldo, Ph.D.



**UNIVERSIDAD DEL VALLE
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
SANTIAGO DE CALI
ABRIL DE 2015**

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi familia por acompañarme y apoyarme en todos los momentos de mi vida. Agradezco a mis hermanos por ser siempre tan especiales y por todo el cariño que me demuestran, a Alejita por ser siempre la niña más tierna de todas. A mi mamá le agradezco la paciencia infinita que nos tiene y el apoyo incondicional y a mi papá el amor por el mar y la lectura.

A Esteban por toda la ayuda que me brindó para la culminación de este documento y por estar siempre dispuesto a darme la mano, así eso significara sacrificar el mar y el sueño.

A Pao y Andrés por cada paso profesional que he dado gracias a la confianza que me han brindado. Les agradezco todo el tiempo que me han dedicado, la paciencia que me han tenido y la perseverancia que muestran en cada reto que la vida les ha puesto.

Le doy gracias a cada miembro de la Fundación SQUALUS por la ayuda que me prestaron para el desarrollo de este trabajo y por ser mi otra familia.

Quiero agradecer también, a los profesores de la Universidad del Valle que han sido parte de mi formación como profesional y a Alan Giraldo por estar siempre dispuesto a colaborarme en este proceso.

TABLA DE CONTENIDO

I.	INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
II.	ESTRUCTURA TOPOLÓGICA DE LA RED TRÓFICA DE LA ZONA CENTRAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO	5
III.	ESTRUCTURA ISOTÓPICA DE LA RED TRÓFICA DE LA ZONA CENTRAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO	38
IV.	DISCUSIÓN GENERAL	84
V.	BILIOGRAFÍA GENERAL.....	86

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las redes tróficas son descripciones de comunidades biológicas que representan las relaciones interespecíficas entre depredador- presa, las estrategias a través de las cuales interactúan y proveen información de las dinámicas de los ecosistemas (Dunne *et al.* 2004, Kadoya *et al.* 2012). Debido a la complejidad de las comunidades, uno de los mecanismos más utilizados para la comprensión de las mismas ha sido el estudio de su organización en cadenas tróficas, basadas en la transferencia de energía desde los productores hasta los carnívoros, proceso que ayuda a entender cómo se combinan las magnitudes de las interacciones para formar redes tróficas más complejas (Post 2002, Bascompte *et al.* 2005, Sabo *et al.* 2009).

La transferencia de energía a través de una red alimentaria puede ser entendida en forma de niveles tróficos (Nt) (Lindeman 1942), con lo que se da una medida cuantitativa y continua al rol jerárquico de las especies dentro de las redes (Hussey *et al.* 2014). Dicho concepto permite entender el funcionamiento dentro de las mismas, incluyendo, entre otros, la longitud de las cadenas tróficas (Vander Zanden *et al.* 1999), los controles ecosistémicos de “arriba-abajo” y “abajo-arriba” (Menge & Sutherland 1967) y los niveles de omnivoría (Thompson *et al.* 2007, Hussey *et al.* 2014), que son características importantes en el estudio de la estabilidad de redes tróficas complejas (Bascompte *et al.* 2005, Vandermeer 2006).

Con respecto a la organización de las redes tróficas, se han propuesto numerosas leyes o particularidades comunes a las mismas. Cohen (1977) propuso que las cadenas tróficas debían ser cortas, sin muchos pasos entre el depredador tope y la especie basal. Este mismo autor planteó que las redes tróficas presentan características constantes a las que llamó propiedades de escala invariante y entre las que se encuentran la ley de escala de las especies

(Briand & Cohen 1984) y la ley de escala de los enlaces (Cohen & Briand 1984). Otra regla relevante en el estudio de las redes tróficas es la de conectividad constante propuesta por Martínez (1992), la cual postula que el número de interacciones de una red no se incrementan de manera lineal sino de forma cuadrática y por tanto las redes más diversas tienen mayores valores de interacción y cadenas alimentarias más largas. Este parámetro de conectancia o conectividad de las redes tróficas ha sido ampliamente estudiado desde el punto de vista teórico, para establecer la relación entre la diversidad y la estabilidad de las redes tróficas (Montoya *et al.* 2001, Dunne *et al.* 2002b, Bascompte *et al.* 2005). Al respecto, Dunne *et al.* (2004) encontró que a mayor número de especies involucradas en la red trófica, mayor es el número de posibles interacciones de cada especie, encontrando que las redes tróficas marinas tienen mayores valores de conectividad (en promedio 12 interacciones por especie) que las redes tróficas de ambientes dulceacuícolas y terrestres.

Como estrategia de estudio de las redes tróficas, se ha generalizado la agregación de las especies en gremios tróficos o grupos funcionales (Root 1967, Schoener 1974). Dichos gremios son frecuentes en sistemas con recursos abundantes donde la competencia intraespecífica es ligeramente mayor que la competencia interespecífica (Pianka 1980, Jaksic 2001). La presencia de gremios o grupos funcionales tiene grandes implicaciones en la estructura y función de una red trófica, pues además de reducir la exclusión competitiva (Pianka 1980, Jaksic 2001) proveen el denominado seguro ecológico (Montoya *et al.* 2001) al aumentar la redundancia e incrementar la resiliencia ante eventuales perturbaciones (Walker 1995, Jaksic *et al.* 1996, Naeem 1998, Rosenfeld 2002, Jaksic 2003, Bascompte *et al.* 2005).

En este sentido, la omnivoría, y en especial, la frecuencia con que esta se presenta, es una de las características más importantes para las redes tróficas ya que puede estabilizar redes tróficas complejas (Vandermeer 2006), o proveer alta resistencia a efectos antrópicos sostenidos en el tiempo (Bascompte *et al.* 2005). Esto ocurre especialmente en redes marinas donde las especies de peces presentan cambios ontogénicos en su dieta o en las que el detritus del que se alimentan numerosos organismos se produce en distintos niveles tróficos (Dunne *et al.* 2004, Thompson *et al.* 2007).

Un eje central en el entendimiento de las redes tróficas ha sido el estudio del nicho trófico y su relación con el uso de los recursos, la diversidad geográfica, la coexistencia, la composición y estructura de las redes tróficas (McGill *et al.* 2006, Newsome *et al.* 2007, Araujo *et al.* 2011). Históricamente la variación en el nicho trófico ha sido atribuida a cambios ontogénicos, diferencias por sexo o distribución espacial de las especies (Schoener 1987, Araujo *et al.* 2011). Sin embargo, se ha determinado que la amplitud de nicho trófico de una especie obedece a la suma de las amplitudes de los individuos, la especialización individual (Bolnick *et al.* 2003). Este fenómeno, ignorado en la mayoría de estudios de redes tróficas (Navia *et al.* 2012), tiene un considerable efecto en los tipos y fuerzas de efectos directos e indirectos que se presentan dentro de la red (Menge 1995), y por tanto en la estructura y función de la misma. La importancia de conocer y cuantificar adecuadamente estos efectos tróficos para la estabilidad de las redes ha sido ampliamente evidenciada en ecosistemas con altos niveles de presión antrópica (Pinnegar y Polounin 2004, Savenkoff *et al.* 2007a, b, Barausse *et al.* 2009, Duan *et al.* 2009).

De acuerdo al conocimiento previo de la red trófica de la zona de estudio (Navia *et al.* 2010, 2012) y a la teoría sobre redes tróficas, en este trabajo se planteó como hipótesis de

investigación que por su ubicación geográfica (costero-estuarina), y su carácter tropical, la red trófica costera de la zona central del Pacífico colombiano presentaría una alta complejidad de especies, altos índices de conectividad, rutas tróficas largas, nichos isotópicos estrechos con alta sobre posición y redundancia, y por tanto un alto porcentaje de omnivoría. Todas estas características particulares se traducirá en una red trófica altamente resistente a presiones antrópicas aleatorias. Para evaluar esta hipótesis de investigación, en este trabajo se presentan los resultados del estudio de los parámetros estructurales de orden topológico de la red (capítulo 1) y del análisis del nicho isotópico y sus propiedades, tanto a nivel individual como grupal en el área de estudio (capítulo 2).

II. ESTRUCTURA TOPOLÓGICA DE LA RED TRÓFICA DE LA ZONA CENTRAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO

*Manuscrito preparado para ser sometido a publicación en la revista Plos One

Resumen

Mediante una representación topológica, se construyó la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano, utilizando una matriz de presencia ausencia, con información de dietas de 286 especies o grupos funcionales, colectada para la zona entre 1990 y 2014 y complementada con información bibliográfica. Se realizó la descripción general de la red obteniendo un total de 1725 conexiones. La densidad acumulada de dichas conexiones sugirió que la red presenta una distribución tipo ley de potencia y una baja conectancia (0.02). Además, se encontró que las proporciones depredadores:presas y tope:basales fueron menores a uno (0.89 y 0.24 respectivamente) y que la red tiene mayor aporte de especies de niveles tróficos intermedios (82.16%). La desviación estándar de la vulnerabilidad y generalidad presentaron valores cercanos entre ellos, siendo el primero levemente mayor que el segundo (1.74 y 1.56). La red presentó un NTcp promedio de 3.01 y máximo de 4.8 con un porcentaje de omnivoría del 85.66% y un OMN de 0.25. Estas observaciones indican que este es un ambiente complejo que presenta resistencia a las presiones externas, que en el caso de la zona son representadas por una alta y prolongada presión pesquera.

Introducción

Las comunidades biológicas se encuentran organizadas en complejas estructuras basadas en interacciones tróficas y no tróficas, las cuales pueden ser directas e indirectas. Una de estas estructuras son las redes tróficas, cuya organización ha mostrado algunas similitudes con diversas redes biológicas, apoyando la universalidad de ciertos principios estructurales y funcionales de los sistemas complejos [1-3]. Además, diferentes estudios han mostrado como la topología de las redes afecta su vulnerabilidad ante perturbaciones, lo que ha despertado gran interés en ecólogos [4-6].

De acuerdo a los patrones topológicos encontrados en numerosas redes, la distribución de frecuencia de las interacciones (interacciones tróficas, en el caso de las redes tróficas), tiene profundas implicaciones estructurales, relacionadas con la presencia de patrones globales como el de escala libre o la estructura de mundo pequeño [7]. Las redes tróficas con características de escala libre y estructura de mundo pequeño son resistentes a la pérdida de especies con bajos valores de conectividad, pero son sensibles a la pérdida de especies con altos valores de la misma [7-9]. Así mismo, el tipo de estructura que tiene una red trófica ha sido asociado con su resiliencia a las extinciones secundarias así como a posibles medidas de manejo y conservación en ecosistema marinos [10].

Las redes tróficas han sido caracterizadas por una variedad de propiedades o medidas, muchas de las cuales son cuantificables usando las interacciones alimentarias entre las especies. Algunas propiedades fundamentales dentro del complejo total de atributos que puede presentar una red son: el número de nodos de una red (S), número de conexiones en la red (L), interacciones por especie (L/S) y la conectancia o proporción de posibles conexiones realizadas (C o L/S^2) [3].

Al respecto, Cohen [11] planteó que las redes tróficas presentan características constantes a las que llamó propiedades de “escala invariante”, o que no cambian a pesar de la variación en el número de especies. Entre ellas se encuentran la relación de presas a depredadores, la proporción

constante entre especies tope, intermedias y basales, llamada “ley de escala de las especies” [12] y finalmente las proporciones constantes de los enlaces entre las especies de los diferentes niveles tróficos, llamada “ley de escala de los enlaces” [13], además de la existencia de una relación constante depredador: presa propuesta por diferentes autores [14-18]. La búsqueda de dichos patrones generales basados en estas propiedades y su explicación tienen una larga serie de estudios en ecología [12,19-23], sin embargo, la calidad de los datos utilizados en un principio para proponerlos ha sido duramente criticada. Estudios encaminados específicamente a documentar las relaciones alimentarias en las comunidades no han apoyado los patrones encontrados inicialmente, por lo que nuevas hipótesis acerca de la estructura de las comunidades han sido propuestas.

Entre ellas se destacan los estudios realizados por Polis [24] y Martinez [25] quienes plantearon que la conectancia y la densidad de conexiones por especie son mayores a los esperados, que las longitudes de las cadenas pueden ser largas y que la frecuencia del canibalismo y la omnivoría en las redes es alta, encontrado que esta última no solo es más frecuente de lo esperado sino que también tiene importantes efectos en la resiliencia de las redes tróficas [26-29]. Finalmente, se ha registrado que la distribución de la talla corporal en las comunidades influye en su estructura y función, principalmente porque la relación de la talla aumenta con el nivel trófico de las especies y la relación entre la talla del depredador y la de la presa cumple un rol importante en la explicación de regularidades dentro de la estructura de la red [30,31].

El objetivo del presente estudio fue evaluar la estructura topológica de la red costera de la zona central del Pacífico colombiano, utilizando herramientas cuantitativas que miden patrones de gran escala con el fin de complementar la información topológica existente de la red [32,33] identificando la resistencia de la misma a presiones antrópicas que sobre esta se ejercen.

Métodos

1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la zona costera del Pacífico colombiano comprendida entre las localidades de La Barra, El Tigre, El Bajo y Raposo, la cual se caracteriza por presentar una superficie plana con costas bajas y un gran aporte fluvial del Río San Juan ($2550\text{m}^3\text{ s}^{-1}$) [34,35]. Presenta una precipitación anual superior a 7000 mm, una humedad relativa superior al 90% con una temperatura ambiente promedio anual de 27.5°C [35,36] (Fig. 1).

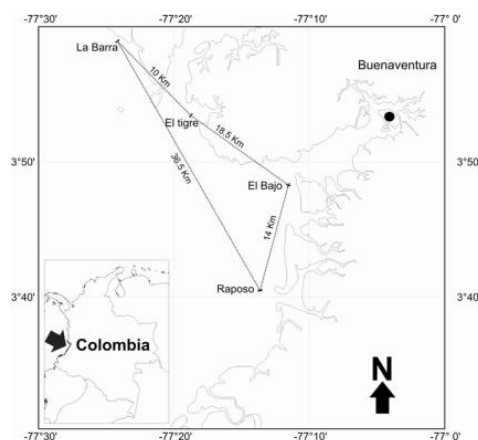


Figura. 1. Área de estudio donde se realizaron las colectas para el análisis topológico de la red trófica

2. Colecta de información

La red trófica analizada fue construida a partir de información de los análisis de contenidos estomacales de peces e invertebrados capturados en esta zona entre 1990 y 2014. En dichas publicaciones se registraron 18.044 estómagos de 223 especies (1546 estuvieron vacíos). Las especies incluidas en este análisis fueron colectadas en la zona nerítica y son representativas de los ambientes bentónico, pelágico y bento-pelágico. Para una descripción más precisa de las relaciones tróficas de la red, se excluyeron las especies de peces exclusivamente oceánicas y las que presentan migraciones poblacionales completas [37-39].

Cuando la información dietaria de alguna especie no estuvo disponible para la zona de estudio (e.g. depredadores tope o algunas especies de invertebrados), información de equivalentes ecológicos en ecosistemas similares fue utilizada para completar la matriz [23] (Anexo 1).

Para construir la red trófica, la información de contenidos estomacales se compiló a nivel taxonómico de especie. Cuando esta información no estuvo disponible, se utilizaron géneros, familias u órdenes. Grupos taxonómicos amplios como fitoplancton y zooplancton, y categorías tales como teleósteos, Pennaeidae, Brachyura, y cefalópodos (Anexo 2), fueron mantenidos para incluir aquellas presas no identificadas a nivel de especie, pero que contribuyen en las interacciones tróficas de las dietas de algunas especies.

Con la información de la dieta de los depredadores se construyó una matriz binaria de interacciones tróficas, en la que para una celda dada ij , "1" representa la presencia de la presa i en la dieta del depredador j y "0" representa la ausencia de esta presa. Por lo tanto, este análisis se centra en las interacciones tróficas entre especies, no en la fuerza o la dirección de estas, ofreciendo información estrictamente de las propiedades topológicas de la red.

3. Propiedades topológicas

Para el análisis de estructura se calcularon 15 propiedades topológicas usadas comúnmente para caracterizar las redes tróficas en escala global, es decir obtener un valor único para cada propiedad [27,40,41]. Estas propiedades incluyeron cuatro medidas que caracterizan las interacciones a saber: el número de especies o grupos de especies (nodos) de la red trófica (S), número de interacciones tróficas existentes entre las especies que componen la red (L), promedio del número de interacciones por especie o densidad de las interacciones (L/S) y la proporción de todas las posibles interacciones que acurren realmente (S^2/L) o conectancia (C) (Tabla 1). La distribución acumulada del número de interacciones por especie en la red (distribución acumulada del grado, DAG), fue

graficada como la distribución de frecuencias del número de interacciones por cada nodo de la red, con el fin de observar si la red presenta una distribución tipo ley de potencia [27]. Por medio de una prueba de Kolmogorov-Smirnov realizada con el paquete Igraph [42] del software R [40] se evaluó si la curva obtenida presentaba dicha distribución (Tabla 1).

Para identificar la distribución de las especies dentro de los niveles tróficos de la red se calculó el porcentaje de especies basales (%Bas) o aquellas no tienen presas dentro de la red, el porcentaje de especies intermedias (%Inte), que tienen tanto depredadores como presas y el porcentaje de depredadores tope (%Top), aquellas especies que no tienen depredadores. También se estableció el porcentaje de especies presa (%Pres), aquellas que tienen al menos un depredador y el porcentaje de depredadores (%Dep), aquellos que tienen al menos una presa. Finalmente se estableció el porcentaje de omnívoros (%Omn), basado en la proporción de especies que tienen presas en más de un nivel trófico [12,27,44].

El promedio de la omnivoría de la red trófica se representó como el promedio del nivel de omnivoría de todas las especies que la componen (OMN). Esta es dada por la desviación estándar del nivel trófico de sus presas y se asume que si todas las presas pertenecen al mismo nivel trófico el valor es 0 y si son consumidas en forma equitativa de diferentes niveles tróficos, el límite superior del nivel de omnivoría estaría cercano a 1 [45].

Se calculó el nivel trófico corto ponderado (NT_{cp}) de las especies que componen la red [45], Esto es, el promedio del nivel trófico más corto ($1 +$ la longitud de la cadena más corta desde el consumidor hasta la especie basal) y el nivel trófico promedio de las presas (Nt_j : $1 +$ el nivel trófico promedio de todos los recursos tróficos del depredador):

$$NTL_j = 1 + \sum_{i=1}^s l_{ij} \frac{NT_i}{n_j}$$

Donde NT_j es el nivel trófico de la especie j ; S es el número total de especies dentro de la red; l_{ij} es la matriz presencia-ausencia donde j son las columnas e i las filas, l_{ij} es 1 si las especies j consumen especies i y 0 si no; n_j es el número de presas en la dieta del depredador j [42].

Para cuantificar la variabilidad del conteo normalizado de presas y depredadores se calcularon la desviación estándar del generalismo (DEGen) y la desviación estándar de la vulnerabilidad (DEVul) de la red. El generalismo de una especie se define como la desviación estándar del número de presas de cada especie sobre la densidad de las interacciones de la red, mientras que la vulnerabilidad de una especie es la desviación estándar del número de depredadores de cada especie sobre la densidad de las interacciones de la red (Tabla 1) [23]. Todas las medidas descritas fueron calculadas usando Igraph [42] y NetIndices [46] del software R [43].

Con el fin de proveer comparaciones de la red estudiada con otras redes, se utilizaron los cálculos realizados por de Santana [41, 47] para 5 sistemas que presentaron redes complejas y descritas en detalle. Estas incluyen las redes marinas más grandes descritas en la literatura del Antártico [48] y Ártico [49], una tercera red costera del noreste de Estados Unidos [50] y dos redes arrecifales de las Islas Virgen [51].

Tabla 1. Definición de las propiedades estructurales de las redes tróficas.

Abreviación	Índice	Definición	Referencia
S	Número de especies	Número de especies representadas en la red	[27]
L	Número de conexiones	Numero de relaciones tróficas representadas en la red	[27]
L/S	Conexiones por especie	Número promedio de las relaciones tróficas por especie o densidad de las interacciones	[27]
$C = L/S^2$	Conectancia	Proporción de todas las posibles interacciones (S^2) que realmente ocurren (L) o conectancia directa	[27]

DAG	Distribución acumulativa del grado	Distribución acumulada del número de interacciones que tiene cada especie en la red	[27]
%Bas	Proporción de especies basales	Especies que no tienen presas dentro la red	[12]
%Int	Proporción de especies intermedias	Especies que tienen tanto depredadores como presas dentro de la red	[12]
%Top	Proporción de especies tope	Especies que tienen presas pero no depredadores dentro de la red	[12]
% Pres	Proporción de presas	Especies que tienen por lo menos un depredador dentro de la red	[44]
%Dep	Proporción de depredadores	Especies que tienen por lo menos una presa dentro de la red	[44]
DEGen	Desviación de la generalidad media	Desviación estándar de la generalidad, que es el número de presas por especie dividido entre la densidad de las conexiones	[23]
DEVul	Desviación de la vulnerabilidad media	Desviación estándar de la vulnerabilidad, que es el número de depredadores por especie dividido entre la densidad de las conexiones	[23]
NT _{cp}	Nivel trófico corto ponderado	Media del nivel trófico corto ponderado de la red	[45]
OMN	Nivel de omnivoría	Para cada especie es la desviación estándar del NT _{cp} de las presas. Este valor se promedia para toda la red.	[45]
%omn	Proporción de omnívoros	Proporción de especies con presas en más de un nivel trófico.	[45]

Resultados

La red trófica de la zona central del Pacífico colombiano cuenta con 286 nodos (representando una especie o grupo de especies) y 1725 interacciones (Fig. 2, Tabla S1). La conectancia fue de 0.02. En cuanto a la distribución de especies en los niveles tróficos de la red, se observó que el mayor porcentaje (82.16%) se ubicó en niveles tróficos intermedios, seguido por especies basales y un bajo número de depredadores tope (Tabla 2). Se encontró que existe una

mayor proporción de presas que de depredadores teniendo en cuenta que la relación tope:basales y depredadores:presa fue menor que 1 (Tabla 2, Fig. 2).

Tabla 2. Comparación de las características topológicas de la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano y otras redes estudiadas previamente.

Índices	Red Zona central del Pacífico colombiano	Red del Antártico [48]	Red del Ártico [49]	Red costera del NE de EEUU [50]	Arrecife pequeño de las Islas Virgen [51]	Arrecife de las Islas Virgen [51]
S	286	586	140	81	50	249
L/S	6.03	6.81	6.81	18.31	11.12	13.30
C	0.02	0.01	0.05	0.23	0.22	0.05
%Basales	14.3	56.14	14.29	2.47	6.00	2.01
%Intermedias	82.16	20.65	55.71	93.83	94.00	97.59
%Tope	3.49	23.21	40.00	3.70	0	0.40
%Presas	96.50	76.95	59.94	96.56	100.00	99.99
%Depredadores	85.66	43.86	85.71	97.53	94.00	97.99
Tope:basales	0.24	0.41	2.8	1.5	0	0.2
Depredadores:presas	0.89	0.57	1.43	1.01	0.94	0.98
DEGen	1.56	1.67	0.69	0.91	0.9	1.94
DEVul	1.74	2.67	1.56	0.72	0.61	1.19
NT _{cp} -media (DE)	3.01 (1.10)	2.2(1.52)	2.32(0.71)	3.07(0.80)	2.9(0.81)	3.12(0.67)
OMN (DE)	0.25(0.27)	0.52 (0.75)	0.32(0.25)	0.43(0.27)	0.6(0.32)	0.46(0.25)
%Omn	85.66	41.13	80.71	88.89	88	87.95

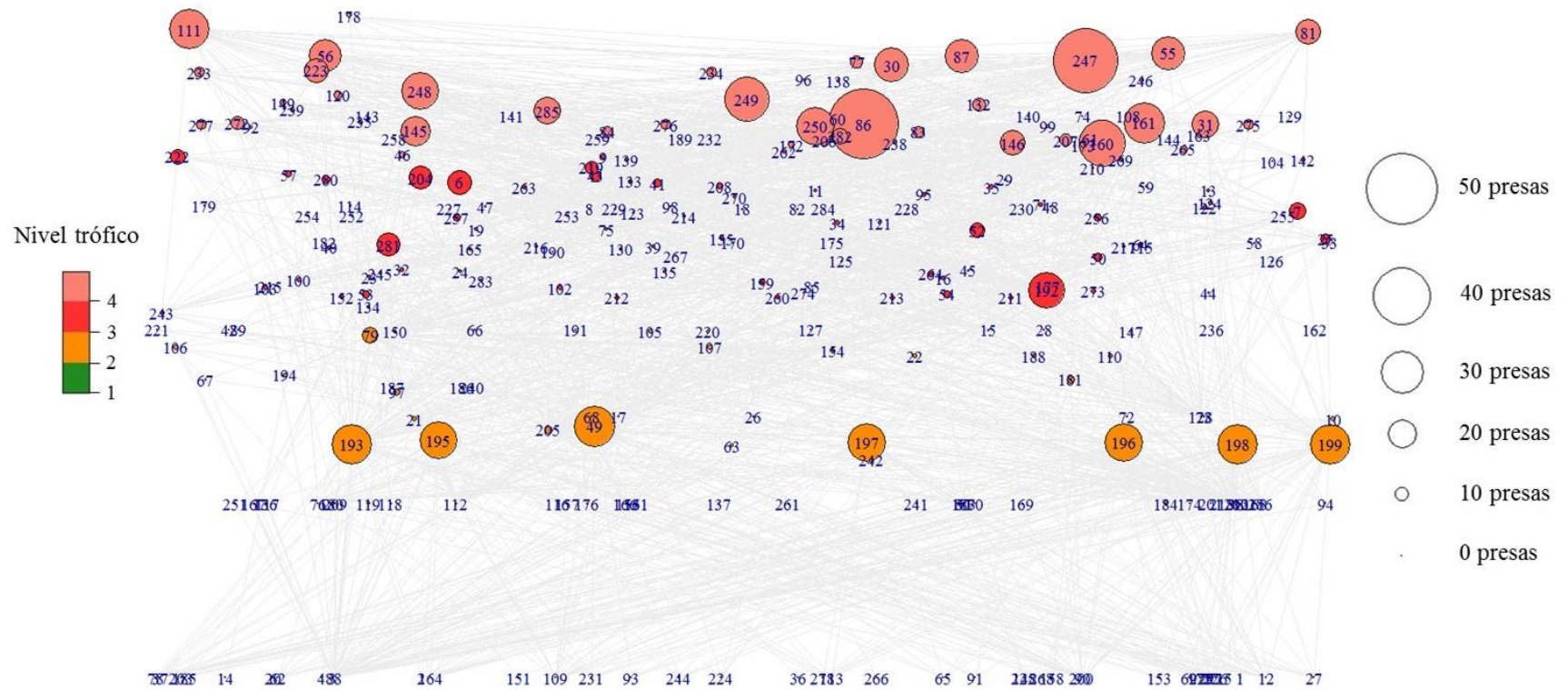


Figura 2. Red trófica de la zona central del Pacífico colombiano. La trama de colores representa los niveles tróficos de las especies y el tamaño de los nodos es proporcional al número de presas de cada depredador. Especies con cero presas son especies basales. La identificación de cada nodo se encuentra en la tabla S1.

En cuanto a los niveles tróficos calculados, se distribuyeron entre 1 (productores) y 4.8 (depredadores tope), observándose que el 64% de las especies se encuentran principalmente en los niveles 2 y 3. (Fig. 3, Tabla 2). La red presentó un porcentaje de omnivoría de alrededor del 85%, sin embargo, el OMN se distribuyó principalmente entre 0 y 1 con un valor máximo de 1.3, es decir, las especies omnívoras depredan sobre un intervalo estrecho de niveles tróficos (Fig. 4, Tabla 2).

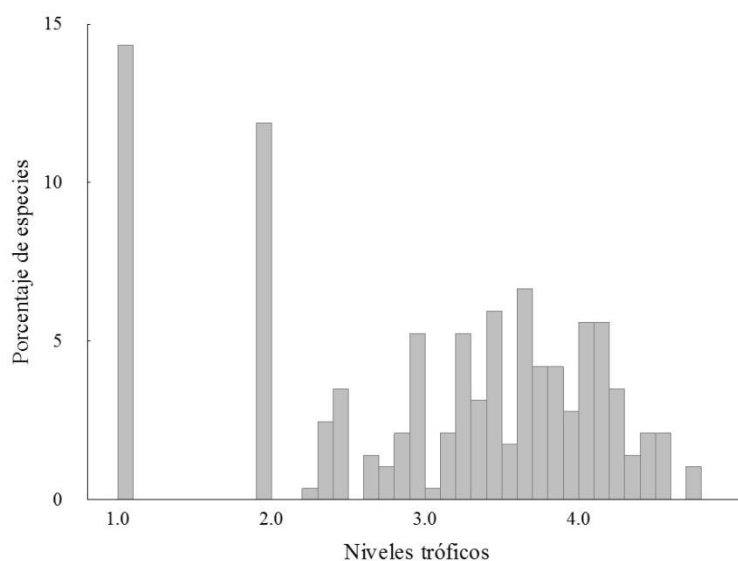


Figura 3. Distribución del nivel trófico de la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano.

La generalidad de la red (DEGen), fue de 1.56. Por su parte, la vulnerabilidad (DEVul) fue mayor que esta (Tabla 1). La distribución acumulada del grado (DAG) mostró una distribución ajustada a la ley de potencia (Fig. 5)

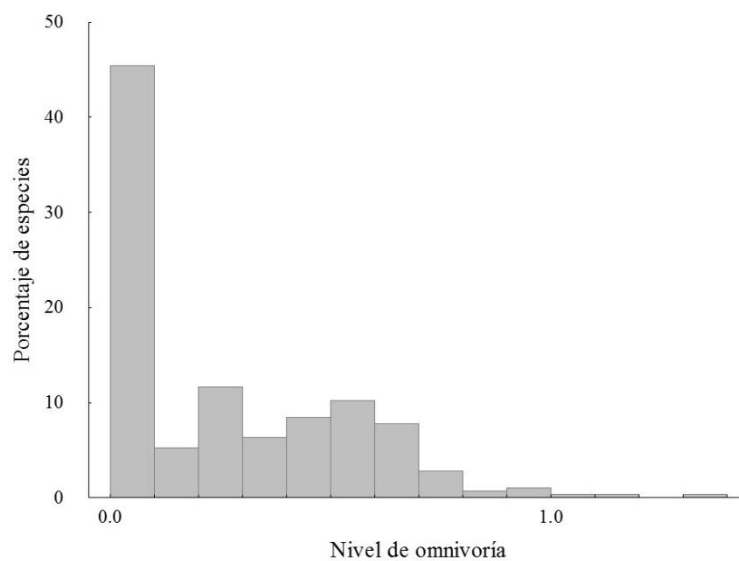


Figura 4. Distribución del nivel de omnivoría de la red de la zona central del Pacífico colombiano.

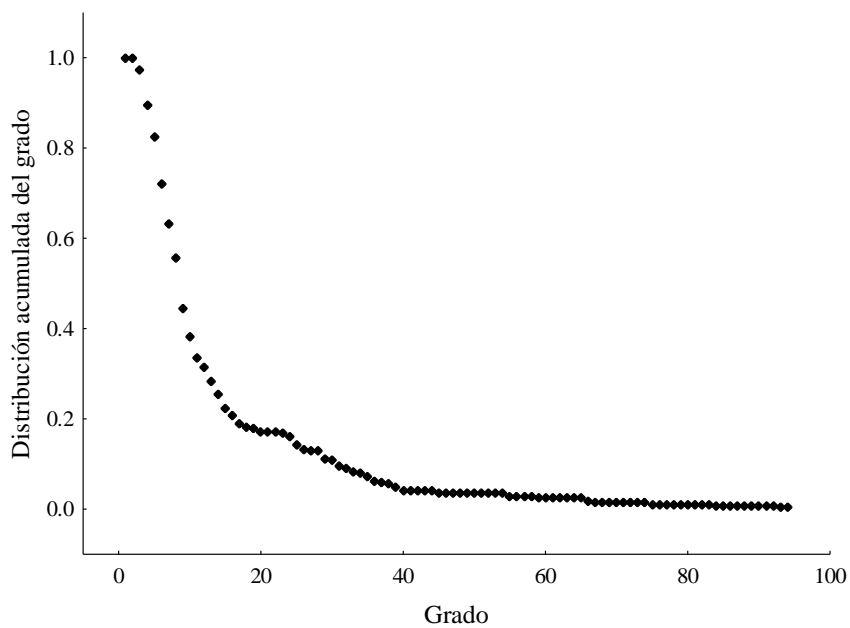


Figura 5. Distribución acumulada del grado (DAG) de la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano. Ley de potencia con parámetros $x_{\min} = 6$, $\alpha = 2.197$ y $p > 0.05$.

Discusión

La red trófica de la zona central del Pacífico colombiano presentó una densidad de conexiones similar a la reportada para las dos redes polares pero la mitad o menos que la reportada para las redes arrecifales de Isla Virgen y del NE de EEUU [47]. A pesar de que Dunne et al. [41] atribuyó estas diferencias en la densidad de las conexiones al número de nodos que participan en cada red, puede observarse que en el caso de la red evaluada en el presente estudio y las cinco de Santana et al. [47], dicha variación se asoció al nivel de resolución de las especies que componen las mismas. Esto es, las tres redes con menor densidad de links fueron aquellas con resolución taxonómica alta, mientras que las tres restantes presentaron alto grado de agrupamiento de presas [41]. Esta sensibilidad al nivel de resolución ha sido documentada en diferentes redes y diferentes ambientes [52-57]. Navia [33] reportó para la misma zona una densidad de conexiones menor a la del presente estudio (2.53), sin embargo esta diferencia está relacionada con el mayor número de nodos utilizados en este estudio.

Aunque se ha documentado que las redes marinas presentan conectancias mayores a las de ambientes terrestres, dulceacuícolas y estuarinos [9,26,58,59]; la conectancia obtenida en el presente estudio fue baja, y al igual que en el caso de la densidad de las conexiones, estuvo estrechamente relacionada al nivel de resolución de los datos. Al respecto, las redes que se encuentran altamente conectadas tienden a ser más robustas a la pérdida de especies [26] y a presentar distribuciones uniformes de la densidad del grado del nodo, mientras que algunas redes con conectancias inusualmente bajas, como la del presente estudio, tienden a presentar una distribución tipo ley de potencia, y por tanto a ser más susceptibles a la pérdida de las especies más conectadas [7,27,60]. Sin embargo, y a pesar de que Navia [33] reportó una conectancia menor (0.009), encontró que la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano presenta un

comportamiento diferente, siendo estructuralmente más sensible a la pérdida de las especies menos redundantes que de las más conectadas.

La ley de escala de las especies [12] presenta variaciones que dependen de la complejidad de los sistemas [27,40,61,62]. Sin embargo, las redes tróficas marinas se caracterizan por presentar proporciones de especies intermedias, omnivoría y canibalismo mayores a las encontradas en otros sistemas ecológicos [41,50,58,63,64]. La red estudiada, al igual que la mayoría, presentó un alto porcentaje de especies intermedias, característica que se ha asociado con la capacidad de las redes de regular efectos de cascada trófica sobre los productores [65,66]. Junto con esto, la red del Pacífico presentó una proporción de especies basales muy baja pero que se debe a la pobre resolución que existe tradicionalmente en la identificación de las especies que componen los productores [41].

Con el fin de evitar este artefacto del muestreo, de Santana et al. [47] retiraron de las redes polares los productores y el detritus considerando como especies basales a los consumidores primarios, disminuyendo así el porcentaje de especies intermedias y la longitud total de las cadenas tróficas, con lo que se subestima el papel de las especies intermedias en la estructura de la red y la complejidad trófica, y se sobrestima el rol de las especies basales en el control ecosistémico. Los bajos porcentajes de depredadores tope, son una característica compartida por redes tróficas en todos los ambientes [41, 45, 55, 58, 67, 68], pues se considera que la biomasa disminuye a medida que aumenta la talla corporal y el nivel trófico de las especies debido a la poca eficiencia en la transferencia de energía entre las presas y los depredadores [69-72].

Así, en cuanto a la relación entre depredador:presa y tope:basale, esta fue menor a 1 en nuestro trabajo y en la red trófica Antártica, y fue cercana a 1 en las dos redes arrecifales y en la del NE de EEUU, mientras que la generalidad fue similar a la de las redes tróficas de Antártico e Isla Virgen pequeño. Estas dos características muestran que la red estudiada presenta depredadores

generalistas, con más presas por depredador que las demás. Al respecto, se ha encontrado que especies con numerosas presas son más resistentes a la pérdida de algunas de estas y reducen el riesgo de invasiones, pues las especies invasoras tendrían una gran cantidad de potenciales depredadores [27,73-75]. La vulnerabilidad encontrada fue menor que la de la red Antártica pero mayor a la de todas las demás ya citadas, sugiriendo que esta red tiene una mayor diversidad de depredadores y especies tope que la demás, y que por lo tanto presenta un mayor control ecosistémico de arriba-abajo.

Por otro lado, como es de esperarse para una red marina, el porcentaje de omnivoría de la red del Pacífico fue alto [29,76] aunque solo mayor al de la red Antártica. Sin embargo el nivel de OMN fue menor al de todas las demás redes. Esto podría explicarse debido a que las especies omnívoras de la red estudiada, a pesar de presentar un alto porcentaje, depredan principalmente sobre un único nivel trófico y muy poco sobre un nivel trófico secundario, mientras que en redes como la del Antártico, la depredación se produce por igual en dos o más niveles tróficos [45]. Así, en redes que tienen cadenas tróficas muy largas, los depredadores tienen un mayor potencial para encontrar presas en diferentes niveles tróficos [29]. La omnivoría se ha demostrado es un factor estabilizador en las interacciones tróficas al dispersar los efectos directos e indirectos dentro de la red y mitigar las cascadas tróficas resultantes de la existencia de interacciones fuertes entre depredadores tope y consumidores [28,45,77].

Los resultados de este trabajo sugieren que esta red trófica presenta una alta resistencia a la pérdida aleatoria de especies y que sus características le confieren la capacidad de dispersar los efectos tróficos indirectos como las cascadas tróficas. Sin embargo, es necesario complementar la información topológica con estudios que caractericen las fuerzas de las interacciones y que permitan así, determinar las especies clave en la estructura y función de la red.

Referencias

1. Solé RV, Goodwin BC (2001) Signs of life: how complexity pervades biology. New York: Basic Books. 322 p
2. Montoya JM, Solé R V, Rodríguez MÁ (2001) La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. Ecosistemas 10
3. Dunne JA (2009) Food Webs. In: Meyers, RA, editors. Encyclopedia of complexity and systems science. New York: Springer. pp 3661–3682
4. Montoya JM, Pimm SL, Solé RV (2006) Ecological networks and their fragility. Nature 442:259–264
5. Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. Science 312: 431–433
6. Cagnolo L, Salvo A, Valladares G (2011) Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. J Anim Ecol 80:342–351
7. Montoya JM, Solé RV (2002) Small world patterns in food webs. J Theor Biol 214:405–412
8. Albert R, Barabási AL (2002) Statistical mechanics of complex networks. Rev Mod Phys 74:47–97
9. Solé RV, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological networks. Proc Biol Sci 268:2039–2045
10. Gaichas SK, Francis RC (2008) Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. Can J Fish Aquat Sci 65:1965–1982
11. Cohen JE (1977) Food webs and the dimensionality of trophic niche space. Proc Natl Acad Sci U S A 74:4533–4536

12. Briand F, Cohen JE (1984) Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* 307:264–267
13. Cohen JE, Briand F (1984) Trophic links of community food webs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 81:4105–4109
14. Evans FC, Murdoch WW (1968) Taxonomic composition, trophic structure and seasonal occurrence in a grassland insect community. *J Anim Ecol* 259-273
15. Arnold SJ (1972) Species densities of predators and their prey. *Am Nat* 106:220
16. Cameron GN (1972) Analysis of insect trophic diversity in two salt marsh communities. *Ecology* 53:58–73
17. Moran VC, Southwood TRE (1982) The guild composition of arthropod communities in trees. *J Anim Ecol* 51:289–306
18. Jeffries MJ, Lawton JH (1985) Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space. *Freshw Biol* 15:105–112
19. Gallopin GC (1972) Structural properties of food webs. *Syst Anal Simul Ecol* 2: 241-282.
20. Cohen JE (1978) Food webs and niche space. New Jersey: Princeton University Press. 189p
21. Pimm SL (2002) Food webs. London: The University of Chicago Press. 219 p
22. Paine RT (1988) Road maps of interaction or grist for theoretical development? *Ecology* 69:1648–1654
23. Schoener TW (1989) Food webs from the small to the large: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 70:1559–1589
24. Polis GA (1991) Complex trophic interactions in deserts: An empirical critique of food-web theory. *Am Nat* 138:123
25. Martinez ND (1991) Artifacts or attributes - effects of resolution on the littlerock lake food web. *Ecol Monogr* 61:367–392

26. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002a) Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecol Lett* 5:558–567
27. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002b) Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:12917–12922
28. Bascompte J, Melián CJ, Sala E, Paine RT (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:5443–5447
29. Thompson RM, Hemberg M, Starzomski BM, Shurin JB (2007) Trophic levels and trophic tangles: The prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology* 88:612–617
30. Cohen JE, Pimm SL, Yodzis P, Saldaña J (1993) Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J Anim Ecol* 62:67–78
31. Cohen J, Jonsson T, Carpenter S (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc Natl Acad Sci* 100:1781
32. Navia AF, Cortés E, Mejía-Falla PA (2010) Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecol Modell* 221:2918–2926
33. Navia AF (2013) Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del pacífico colombiano. PhD Thesis, CicimarIPN, La Paz, México
34. Restrepo JD, Kjerfve B, Correa ID, González J (2002) Morphodynamics of high discharge tropical delta, San Juan River, Pacific coast of Colombia. *Mar Geol* 192: 355–381
35. Poveda IC, Rojas C, Rudas A, Rangel JO (2004) El Chocó biogeográfico: ambiente físico. In: Rangel OJ (ed) Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. 1–22 p

36. Cantera JR, Neira R, Ricaurte C (1998) Bioerosión en la costa Pacífica colombiana: un estudio de la biodiversidad, la ecología y el impacto de los animales destructores de acantilados rocosos sobre el hombre. Fondo FEN 133 p
37. Caicedo JA, Zapata LA, Navia AF, Mejía-Falla PA et al (2009) Peces marinos migratorios en Colombia. In: Plan Nacional de las especies migratorias. Diagnostico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia. MAVDT, WWF 214 p
38. Mejía-Falla PA, Navia AF, Puentes V (2011) Guía para la identificación de especies de tiburones, rayas y quimeras de Colombia. Bogotá, D.C.: Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible; Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina – CORALINA; Gobernación de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Fundación SQUALUS 338 p
39. Zapata LA, Usma JS (2013) Guía de las especies Migratorias de la Biodiversidad en Colombia. Peces, Vol 2. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible / WWF-Colombia. Bogotá DC 486 p
40. Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183
41. Dunne J, Williams RJ, Martinez ND (2004) Network structure and robustness of marine food webs. *Mar Ecol Prog Ser* 273:291–302
42. Csardi G, Nepusz T (2006) The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Sy* 1695: 1-9
43. R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
44. Cohen JE (1990) A stochastic theory of community food webs. VI: heterogeneous alternatives to the cascade model. *Theor Popul Biol* 37:55–90

45. Williams RJ, Martinez ND (2004) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *Am Nat* 163:458–468
46. Kones JK, Soetaert K, van Oevelen D, Owino JO (2009) Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach. *Ecol Modell* 220:370–382
47. de Santana CN, Rozenfeld AF, Marquet PA, Duarte CM (2013) Topological properties of polar food webs. *Mar Ecol Prog Ser* 474:15–26
48. Raymond B, Marshall M, Nevitt G, Gillies CL et al (2011) A Southern Ocean dietary database. *Ecology* 92:1188
49. Bodini A, Bellingeri M, Allesina S, Bondavalli C (2009) Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364:1725–1731
50. Link J (2002) Does food theory work for marine ecosystems? *Mar Ecol Prog Ser* 230 :1–9
51. Opitz S (1996). Trophic interactions in Caribbean coral reefs. Manila: the International Center for Living Aquatic Resources Management. 341 p
52. Martinez ND (1991) Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock lake food web. *Ecol Monogr* 61:367–392
53. Newman MEJ (2003) The structure and function of complex networks. *SIAM Rev* 45:167–256
54. O’Gorman EJ, Yearsley JM, Crowe TP, Emmerson MC et al (2011) Loss of functionally unique species may gradually undermine ecosystems. *Proc Biol Sci* 278:1886–1893
55. Dambacher JM, Young JW, Olson RJ, Allain V et al (2010) Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Prog Oceanogr* 86:152–165
56. Gauzens B, Legendre S, Lazzaro X, Lacroix G (2013) Food-web aggregation, methodological and functional issues. *Oikos* 122:1606–1615

57. Morlon H, Kefi S, Martinez ND (2014) Effects of trophic similarity on community composition. *Ecol Lett* 17:1495–1506
58. Coll M, Lotze HK, Romanuk TN (2008) Structural degradation in mediterranean sea food webs: Testing ecological hypotheses using stochastic and mass-balance modelling. *Ecosystems* 11:939–960
59. Coll M, Schmidt A, Romanuk T, Lotze HK (2011) Food-web structure of seagrass communities across different spatial scales and human impacts. *PLoS One* 6
60. Williams RJ, Berlow EL, Dunne JA, Barabási A-L, Martinez ND (2002) Two degrees of separation in complex food webs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:12913–12916
61. Martinez ND (1994) Scale-dependent constraints on food-web structure. *Am Nat* 144:935–953
62. Lotze HK, Coll M, Dunne JA (2011) Historical changes in marine resources, food-web structure and ecosystem functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems* 14:198–222
63. Cohen JE, Schoenly K, Heong KL, Justo H et al (1994) A food web approach to evaluating the effect of dynamics on insect pest population insecticide spraying rice ecosystem in a Philippine irrigated rice ecosystem. *J Appl Ecol* 31:747–763
64. Carscadden WMA, Romanuk TN (2012) Structure and robustness to species loss in Arctic and Antarctic ice-shelf meta-ecosystem webs. *Ecol Modell* 245:208–218
65. Bruno JF, O'Connor MI (2005) Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecol Lett* 8:1048–1056
66. O'Connor NE, Emmerson MC, Crowe TP, Donohue I (2013) Distinguishing between direct and indirect effects of predators in complex ecosystems. *J Anim Ecol* 82:438–448
67. Harper-Smith S, Berlow EL, Knapp RA, Williams RJ, Martinez ND (2005) Communicating ecology through food webs: visualizing and quantifying the effects of stocking alpine lakes

- with trout. In: De Ruiter P, Moore JC, Wolters V, editors. *Dynamic webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Elsevier/Academic Press. pp. 407-423.
68. Digel C, Curtsdotter A, Riede J, Klarner B, Brose U (2014) Unravelling the complex structure of forest soil food webs: higher omnivory and more trophic levels. *Oikos*:1157–1172
 69. Elton C (1927) *Animal ecology*. New York: MacMillan Co. 260 p
 70. Odum EP (1959) *Foundations of Ecology*. Saunders
 71. Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford
 72. Trebilco R, Baum JK, Salomon AK, Dulvy NK (2013) Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends Ecol* DOI: 10.1016/j.tree.2013.03.008
 73. Connor EF, Faeth SH, Simberloff D, Opler PA (1980) Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects a comparison of introduced and native trees. *Ecol Entomol* 5:205–212
 74. Strong DR, Lawton JH, Southwood TRE (1984) *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Oxford: Harvard University Press. 313 p
 75. Binzer A, Brose U, Curtsdotter A, Eklöf A et al (2011) The susceptibility of species to primary extinctions in model communities. *Basic Appl Ecol* DOI:10.1016/j.baae.2011.09.002
 76. Menge BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs : patterns and importance. *Ecol Monogr* 65:21–74
 77. Strong DR (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor- control in speciose ecosystem. *Ecology* 73:747–754

Información Complementaria

Tabla S1. Lista de especies que componen la red trófica costera de la zona central del Pacífico colombiano y su respectivo nivel trófico (NT).

No.	Especie/nodo	NT	No.	Especie/nodo	NT
1	<i>Guyanacaris caespitosa</i>	1.00	144	Lophiidae	4.10
2	<i>Acanthochiasma</i>	1.00	145	<i>Lutjanus guttatus</i>	4.14
3	<i>Acantholithium</i>	1.00	146	<i>Lutjanus peru</i>	4.07
4	<i>Acanthometra</i>	1.00	147	Lysiosquillidae	2.99
5	<i>Acanthospira</i>	1.00	148	Macroalgas	1.00
6	<i>Achirus klunzingeri</i>	3.85	149	<i>Macrodon mordax</i>	4.30
7	<i>Achirus mazatlanus</i>	3.68	150	<i>Meiosquilla swetti</i>	2.99
8	<i>Achirus scutum</i>	3.69	151	Mangle	1.00
9	<i>Aetobatus narinari</i>	3.99	152	Majidae	3.18
10	Albuneidae	2.48	153	Melosira	1.00
11	Alpheiidae	3.80	154	<i>Metapenaeopsis beebi</i>	2.88
12	Algas	1.00	155	Micropogonias	3.52
13	<i>Alpheus</i> sp	3.80	156	<i>Mugil curema</i>	2.00
14	<i>Ambidexter panamensis</i>	1.00	157	Mugilidae	2.00
15	Amphipoda	3.00	158	Munida	1.00
16	<i>Anchoa</i> spp	3.30	159	<i>Muraena</i> sp	3.27
17	<i>Anchovia</i> sp	2.50	160	<i>Mustelus lunulatus</i>	4.07
18	<i>Anisotremus</i> sp	3.69	161	<i>Mustelus henlei</i>	4.19
19	Anguiliformes	3.58	162	<i>Myrophis vafer</i>	3.00
20	Angioespermas	1.00	163	<i>Narcine leoparda</i>	4.12
21	Anomuros	2.48	164	Navicula	1.00
22	<i>Aratus pisonii</i>	2.85	165	Nemertinos	3.46
23	<i>Arenaeus mexicanus</i>	3.30	166	Nephtyidae	2.00
24	Ariidae	3.33	167	Nereididae	2.00
25	<i>Ariopsis seemanni</i>	3.52	168	Nereis	2.00
26	Ascidias	2.50	169	Nucula	2.00
27	Astrolithium	1.00	170	<i>Ocypode</i> spp	3.50
28	Atherinidae	3.00	171	<i>Ogyrides alphaerostris</i>	1.00
29	Aulopiformes	3.86	172	<i>Oligoplites</i> sp	4.06
30	Aves marinas	4.52	173	<i>Oligoplites refulgens</i>	4.06
31	<i>Bagre panamensis</i>	4.18	174	Oligoquetos	2.00
32	Balistidae	3.35	175	Olividae	3.50
33	<i>Bathygobius</i> sp	3.50	176	Onuphidae	2.00
34	Batrachoididae	3.61	177	Ophichthidae	3.25
35	Beloniformes	3.82	178	<i>Ophichthus frontalis</i>	4.80
36	<i>Benthesicymus tanneri</i>	1.00	179	Ophidiidae	3.71
37	Bidulphia	1.00	180	<i>Opisthonema libertate</i>	2.00

38	Bivalvos	2.00	181	<i>Ophistonema</i> spp	2.71
39	<i>Bollmania chlamydes</i>	3.47	182	<i>Opisthopterus dovii</i>	3.50
40	Bothidae	3.47	183	Ostracodos	2.00
41	Brachyura	3.84	184	<i>Pachygrapsus transversus</i>	2.00
42	<i>Bregmaceros bathymaster</i>	3.00	185	Palacidae	1.00
43	<i>Brotula clarkae</i>	3.88	186	<i>Palaemon</i> sp	2.67
44	Bucciniade	3.21	187	Palaemonidae	2.67
45	Calappidae	3.34	188	Pandalidae	2.85
46	<i>Callinectes arcuatus</i>	4.00	189	Paralichthyidae	4.10
47	<i>Callinectes</i> spp	3.71	190	<i>Paralanchurus petersi</i>	3.45
48	<i>Callinectes toxotes</i>	3.71	191	<i>Panopeus purpureus</i>	3.00
49	Camarones	2.45	192	Peces	3.23
50	Cangrejos	3.41	193	Penaeidae	2.34
51	Capitelidae	2.00	194	<i>Penaeus</i> spp.	2.74
52	Carangidae	3.57	195	<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	2.36
53	<i>Caranx caninus</i>	3.21	196	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	2.35
54	<i>Caranx</i> spp	3.21	197	<i>Litopenaeus</i> spp	2.35
55	<i>Carcharhinus leucas</i>	4.59	198	<i>Litopenaeus stylirostris</i>	2.34
56	<i>Carcharhinus limbatus</i>	4.57	199	<i>Litopenaeus vannamei</i>	2.34
57	<i>Carcharhinus porosus</i>	3.89	200	Peridinium	1.00
58	Caridea	3.50	201	<i>Petrolisthes</i> spp	2.00
59	<i>Cathorops fuerthii</i>	3.82	202	Phyllodocidae	2.00
60	<i>Centropomus unionensis</i>	4.21	203	Phylostaurus	1.00
61	Cephalopoda	4.10	204	Pleuronectiformes	3.87
62	Ceratium	1.00	205	Polychaeta	2.42
63	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	2.33	206	<i>Polydactylus approximans</i>	4.09
64	Chaenopsidae	3.49	207	<i>Polydactylus opecularis</i>	4.09
65	Chaetoceros	1.00	208	<i>Pomadasys panamensis</i>	3.82
66	Chaetognatos	3.00	209	Porcelanidae	2.00
67	<i>Chloroscombrus</i> sp	2.71	210	<i>Porichthys margaritatus</i>	3.93
68	<i>Chromis</i> sp	2.50	211	Portunidae	3.18
69	Cianobacterias	1.00	212	<i>Portunus asper</i>	3.18
70	Cirratulidae	2.00	213	<i>Portunus</i> spp	3.18
71	<i>Citharichthys gilberti</i>	3.72	214	<i>Prionotus horrens</i>	3.65
72	Clupeiforme	2.50	215	Pristigasteridae	3.25
73	Clupeidae	2.50	216	<i>Processa peruviana</i>	3.47
74	Cnidarios	4.23	217	Processidae	3.47
75	Congridae	3.58	218	<i>Protrachypene precipua</i>	2.00
76	Copepodos	2.00	219	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	3.93
77	Coryphaenidae	4.54	220	<i>Pseudosquilla similis</i>	2.99
78	Coscinodiscus	1.00	221	Pteropodos	3.00
79	Crustaceos	2.97	222	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	3.99
80	Cuvieridae	2.00	223	<i>Raja velezi</i>	4.49
81	<i>Cyclposetta querna</i>	4.71	224	Rannidae	1.00
82	Cynoglossidae	3.69	225	<i>Ranonoides benedicti</i>	1.00

83	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	4.14	226	<i>Rhizosolenia</i>	1.00
84	<i>Cynoscion</i> sp	4.14	227	<i>Rimapenaeus byrdi</i>	3.69
85	<i>Cynoscium analis</i>	3.25	228	<i>Rimapenaeus faoe</i>	3.69
86	<i>Dasyatis longa</i>	4.18	229	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	3.69
87	<i>Tursiops truncatus</i>	4.57	230	<i>Rimapenaeus pacificus</i>	3.69
88	Detritos	1.00	231	Sceletonema	1.00
89	<i>Diapterus</i> sp	3.00	232	Scianidae	4.10
90	Diatomeas	1.00	233	<i>Scomberomorus sierra</i>	4.47
91	Dinoflagelados	1.00	234	Scombridae	4.47
92	Diplectrum	4.16	235	Scorphaeniformes	4.19
93	Ditylum	1.00	236	Scyphozoa	3.00
94	Dorippidae	2.00	237	<i>Sicyonia</i> sp	1.00
95	<i>Euthynnus lineatus</i>	3.78	238	<i>Selene peruviana</i>	4.07
96	<i>Echiopsis brunneus</i>	4.44	239	Serranidae	4.26
97	Engraulidae	2.64	240	<i>Sergia inoa</i>	2.67
98	Stomatopoda	3.71	241	<i>Sesarma rhizophorae</i>	2.00
99	<i>Eucinostomus</i> spp	4.17	242	Sipunculida	2.25
100	<i>Eugerres periche</i>	3.29	243	<i>Solenocera agassizi</i>	3.10
101	Eunicidae	2.00	244	Sphaerozoum	1.00
102	<i>Euphylax</i> sp	3.24	245	<i>Sphoeroides annulatus</i>	3.32
103	<i>Euphylax robustus</i>	3.24	246	Sphyræna	4.43
104	<i>Eurypanopeus transversus</i>	3.97	247	<i>Sphyrna lewini</i>	4.55
105	Exocoetidae	2.99	248	<i>Sphyrna corona</i>	4.37
106	<i>Farfantepenaeus brevirostris</i>	2.90	249	<i>Sphyrna media</i>	4.32
107	<i>Portunus xantusii</i>	2.90	250	<i>Sphyrna tiburo</i>	4.17
108	<i>Fistularia</i> sp	4.23	251	Spionidae	2.00
109	Fitoplancton	1.00	252	<i>Squilla aculeata</i>	3.65
110	Galatheidae	2.85	253	<i>Squilla mantoidea</i>	3.65
111	<i>Galeocерdo cuvier</i>	4.72	254	<i>Squilla panamensis</i>	3.65
112	Gasteropodos	2.00	255	<i>Squilla parva</i>	3.65
113	Gigartacon	1.00	256	<i>Squilla</i> spp	3.65
114	Glyceridae	3.71	257	Squillidae	3.65
115	Gobiidae	3.47	258	<i>Stellifer oscitans</i>	4.10
116	Goneplacidae	2.00	259	<i>Stellifer</i> sp	4.10
117	<i>Goniopsis pulchra</i>	2.00	260	<i>Stenocionops ovata</i>	3.18
118	Grapsidae	2.00	261	Sternaspidae	2.00
119	<i>Grapsus grapsus</i>	2.00	262	Stromatidae	4.02
120	<i>Gymnothorax equatorialis</i>	4.35	263	<i>Strongylura</i> sp	3.82
121	<i>Halichoeres</i> spp	3.61	264	<i>Symphurus</i> sp	3.32
122	<i>Harengula thrissina</i>	3.70	265	Synodontidae	4.04
123	<i>Haemulopsis nitidus</i>	3.67	266	Terebillidae	1.00
124	<i>Haemulopsis leuciscus</i>	3.73	267	Terebridae	3.42
125	<i>Hepatus</i> sp	3.39	268	Tetraplaga	1.00
126	<i>Hepatus kossmanni</i>	3.39	269	Teuthida	3.98
127	Hippidae	3.00	270	<i>Thalassoma lucasanum</i>	3.76

128	Ictioplancton	2.50	271	Thalassoxantium	1.00
129	<i>Ichthyapus selachops</i>	4.23	272	<i>Thunnus albacares</i>	4.19
130	<i>Iliacantha hancocki</i>	3.46	273	Tortugas	3.22
131	Isopodos	2.00	274	<i>Trachypenaeus</i> spp	3.21
132	<i>Katsuwonus pelamis</i>	4.29	275	<i>Trichiurus nitens</i>	4.18
133	<i>Larimus pacificus</i>	3.85	276	<i>Trichiurus</i> sp.	4.18
134	Leucosiidae	3.13	277	Trichuridae	4.18
135	<i>Lile stolifera</i>	3.33	278	Triplagiacantha	1.00
136	Palinuridae	2.00	279	Tripsolemia	1.00
137	<i>Lysiosquilla</i> spp	2.00	280	<i>Urotrygon aspidura</i>	3.86
138	<i>Loligo</i> sp	4.43	281	<i>Urotrygon rogersi</i>	3.49
139	Lolinginidae	3.98	282	<i>Urotrygon</i> spp	4.11
140	<i>Lolliguncula argus</i>	4.23	283	Xanthidae	3.28
141	<i>Lolliguncula diomedae</i>	4.23	284	<i>Xiphopeneus kroyeri</i>	3.69
142	<i>Lolliguncula panamensis</i>	3.98	285	<i>Zapteryx xyster</i>	4.25
143	<i>Lolliguncula</i> sp.	4.23	286	Zooplankton	2.00

S2. Lista de referencias usadas para construir el modelo topológico del área de estudio en el Pacífico colombiano.

- Acevedo G (1996) Contribución al estudio de la biología y la dinámica poblacional de los tiburones de la familia Carcharhinidae (Condrichthyes: Lamniformes) en la Ensenada de Panamá. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Adames IV (2000) Contribución al conocimiento de la biología (hábitos alimenticios, reproducción y crecimiento) del camotillo *Pseudopenaeus grandisquamis*, (Pisces: Mullidae) en el litoral Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Anislado-Tolentino V (2000) Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México. MSc thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF
- Arizmendi-Rodríguez DA (2010) Biología del calamar dedal *Lolliguncula panamensis* berry, 1911 (Teuthida: Loliginidae) en el golfo de California
- Arroyave D (1998) Contribución al conocimiento de la biología y crecimiento de *Eugerres periche* (Evermann and Raidclaffe, 1917) en la costa pacífica colombiana. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali

- Bayne BL, Hawkins a. JS, Navarro E (1987) Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J Exp Mar Bio Ecol* 111:1–22
- Bethea DM, Buckel JA, Carlson JK (2004) Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Mar Ecol Prog Ser* 268: 245-264
- Bohórquez-Herrera J, (2006) Aspectos biológicos y pesqueros de los elasmobranquios capturados en el Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia en los años 2004 y 2005. BSc thesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá
- Bornatowski H, Robert MC, Costa L (2007) Dados sobre alimentação de jovens do tubarão-tigre, *Galeocerdo cuvier* (Perón & Lesueur) (Elasmobranchii, Carcharhinidae) do sul do Brasil. *Panam J Aquat Sci* 2: 10-13
- Bourlat SJ, Nakano H, Åkerman M, Telford MJ, Thorndyke MC, Obst M (2008) Feeding ecology of *Xenoturbella bocki* (phylum Xenoturbellida) revealed by genetic barcoding. *Mol Ecol Resour* 8:18–22
- Caicedo-Pantoja JA (2005) Aspectos biológico-pesqueros de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) basado en las capturas de la pesca artesanal en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Caicedo-Peña DC (2007) Algunos aspectos biológicos de *Achirus mazathlanus* y *Achirus klunzingeri* (Pisces: Achiridae) en la bahía de Buenaventura y el área de estudio, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Caine EA (1975) Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). *J Exp Mar Bio Ecol* 18:277–301
- Castañeda-Suárez JD, Sandoval-Londoño LA (2007) Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Pacífico ecuatoriano. In: Martínez-Ortiz J, Galván-Magaña F, eds. Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio. EPESPO-PMRC. pp 66-76.
- Castillo LF (1998) Fluctuación poblacional (composición y abundancia) de la ictiofauna acompañante del camarón de aguas someras en el área de estudio, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Cortés E, Manier CA, Hueter RE (1996) Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. *B Mar Sci* 58: 353-367

- Dambacher JM, Young JW, Olson RJ, Allain V, Galván-Magaña F, Lansdell MJ, Bocanegra-Castillo N, Alatorre-Ramírez V, Cooper SP, Duffy LM (2010) Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Prog Oceanogr* 86:152–165
- Dauer DM, Maybury C a., Ewing RM (1981) Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the chesapeake bay. *J Exp Mar Bio Ecol* 54:21–38
- Escobar JC, Ortiz R (1993) Algunos aspectos sobre la biología y crecimiento de *Pomadasy panamensis* (Steindachner, 1875) (Pisces: Haemulidae) de la costa pacífica colombiana. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Espinel VH (1991) Estudio de la estructura del molino gástrico y cerdas filtrantes y su posible relación con la dieta preferencial o atribuida, en tres especies de camarones penaeidos (*Penaeus occidentalis*, *P. stylirostris*, *P. vannamei*) de interés comercial del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Espinosa S (1997) Aspectos de la biología y abundancia de *Caranx caninus* (Gunther, 1869) (Pisces: Perciformes: Carangidae) en un manglar de la Bahía de Buenaventura (Pacífico colombiano). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Espinoza M, Clarke TM, Villalobos-Rojas F, Wehrtmann IS (2012) Ontogenetic dietary shifts and feeding ecology of the rasptail skate *Raja velezi* and the brown smoothhound shark *Mustelus henlei* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *J Fish Biol* 81: 1578-1595
- Espinoza M, Clarke TM, Villalobos-Rojas F, Wehrtmann IS (2013) Diet composition and diel feeding behaviour of the banded guitarfish *Zapteryx xyster* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *J Fish Biol* 82: 286-305
- Franco A (2008) Espectro trófico del tollo vieja *Mustelus henlei* (Pisces: Triakidae), capturado con red de arrastre camaronero y mallador, entre la parte norte de Buenaventura y boca San Juan, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá
- Franco R (2011) Morfología y desempeño del aparato mandibular de seis especies de peces ictiófagos demersales, asociados a los fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit-Sinaloa
- Galindo-Arana E (2010) Ecología trófica de los tiburones martillo (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), en la zona central del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali

- García-Manchola A (2005) Aspectos biológicos y pesqueros de tres especies de anguiliformes: *Gymnotorax equatorialis* (Pisces: Muraenidae), *Ophichthus frontalis* y *Echiopsis brunneus* (Pisces: Ophichthidae) en el Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Gómez GO (1996) Estudio preliminar sobre la biología poblacional de *Cynoscion phoxocephalus* (Pisces: Scianidae) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Gutiérrez G (1991) Contribución al conocimiento de la biología (alimentación, reproducción y crecimiento) del atún aleta amarilla *Thunnus albacares* en el Pacífico Colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Gutiérrez J (2000) Aspectos de la biología del tamborero *Sphoeroides annulatus* en la zona del área de estudio, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Gutiérrez-Giraldo AM (1992) Contribución al conocimiento biológico de *Bagre panamensis* Pisces: Ariidae) y notas taxonómicas sobre la familia Ariidae en áreas costeras del Pacífico de Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- López-García J, Navia AF, Mejía-Falla PA, Rubio EA (2012) Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. J Fish Biol 80: 1563-1579
- Lowe CG, Wetherbee BM, Crow GL, Tester AL (1996) Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. Environ Biol Fish 47: 203-211
- Madrid N, Pineda M (1993) Evaluación de la biología y dinámica poblacional de la Jaiba *Callinectes arcuatus* Ordway, en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Mamian L, Quintero M (1996) Aspectos biológicos y dinámica poblacional de los peces de la familia Polydactylidae en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Mancilla S (1993) Biología del robalo de giba *Centropomus unionesis* (Bocourt 1868) en la costa pacífica de Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Márquez V (2011) Aspectos biológicos de la raya espinosa *Urotrygon* sp. (Batoidea: Urotrygonidae) de la zona centro-sur del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad de Antioquia, Medellín

- Martínez-Ortiz J, Fernández-Cabrera M, Galván-Magaña F, Estupiñán-Montaña C, Cedeño-Figueroa L (2007). Biología, pesquería y comercialización del tiburón come perro *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) en aguas del Ecuador. In: Martínez-Ortiz J, Galván-Magaña F, eds. Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio. EPESPO-PMRC. pp 90-98
- Mateus B (1997). Estudio del contenido estomacal de cuatro especímenes de langostinos en la costa Pacífica colombiana *Penaeus vannamei* Boone (1931), *Penaeus occidentalis* Streets (1871), *Penaeus stylirostris* Stimpson (1871), *Penaeus californiensis* Holmes (1900) (Crustacea: Penaeidae). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Mejía-Falla PA, Navia AF, Giraldo A (2006) Notas biológicas de la raya ocelada (*Zapteryx xyster*) en la zona central de pesca del Pacífico colombiano. Investig Mar 34: 181-185
- Méndez-Macias JS, Velásquez-Chiquito VM (2007) Espectro trófico del tiburón cazón de leche, *Mustelus lunulatus* (Jordan & Gilbert, 1882), en Manta-Ecuador. In: Martínez-Ortiz J, Galván-Magaña F, eds. Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio. EPESPO-PMRC. pp 83-89
- Muñoz OF (1999) Aspectos de la biología (crecimiento, hábitos alimenticios y reproducción) de *Brotula clarkae* (Pisces: Ophidiidae) en el Parque Nacional Natural Gorgona, Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Navia AF (2002) Aspectos de la biología de los elasmobranquios capturados como fauna acompañante del camarón en aguas someras del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Navia AF, Mejía-Falla PA (2006) Aspectos biológicos, ecológicos y pesqueros de la fauna capturada incidentalmente en la pesca del camarón de aguas someras en el Pacífico colombiano. Documento Técnico No FS0206, Fundación SQUALUS, Cali
- Navia AF, Giraldo A, Mejía-Falla PA (2006) Notas sobre la biología y dieta del tollo vieja (*Mustelus lunulatus*) de la zona central de pesca del Pacífico colombiano. Investigaciones Marinas 34: 217-222
- Navia AF, Mejía PA, Giraldo A (2007) Feeding ecology of elasmobranchs fishes captured in the central fishing zone of the Colombian Eastern Tropical Pacific. BMC Ecology 7:8
- Navia AF, Torres A, Mejía-Falla PA, Giraldo A (2011) Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects in the feeding ecology of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). J Fish Biol 78: 1213-1224

- Navia AF (2013) Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del Pacífico colombiano. Ph.D thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México
- Ortega-Lara A (1996). Aspectos de la biología y la abundancia de *Arius seemani* (Pisces: Siluriformes: Ariidae) en un manglar de la Bahía de Buenaventura (Pacífico colombiano). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Payan LF, Navia AF, Rubio EA, Mejía-Falla PA (2011) Biología de *Rhinobatos leucorhynchus* en el Pacífico central de Colombia. Lat Am J Aquat Res 39: 286-296
- Puentes V, Lasso GI (1993) Estudio preliminar sobre la biología y dinámica poblacional del lenguado *Cyclopsetta querna* (Jordan y Bollman) (Pisces: Bothidae) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Ramírez AV, Navia AF, Rubio EA (2008) Food habits and feeding ecology of an estuarine fish assemblage of northern Pacific Coast of Ecuador. Panam J Aquat Sci 3: 361-372
- Ricci-Gonzales OL (1995) Aspectos de la biología (alimentación, reproducción y crecimiento) de la Plumuda *Ophistonema* spp. Gill (1861) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Rivas M (1998) Ecología trófica de algunas especies de peces en los PNN Sanquianga y Gorgona. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Rupert E, Barnes RD (1996) Zoología de invertebrados. McGraw-Hill, México, 1114 pp.
- Rojas PA (2000) Contribución al conocimiento biológico de *Mustelus lunulatus* un recurso potencial en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Salina SP (1996) Contenido estomacal y hábitos alimenticios de la carduma *Cetengraulis mysticetus* (Gunther, 1866) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Segura CE (2005) Algunos aspectos biológicos de *Oligoplites refulgens* (Pisces: Carangidae) en la Bahía de Buenaventura y en el área de estudio Pacífico colombiano como fauna acompañante de la carduma *Cetengraulis mysticetus*. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Suarez A (1992) Contribución al conocimiento biológico (hábitos alimenticios, crecimiento y ciclo sexual) de *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa Pacífica de Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali

- Tapiero L (1997) Contribución al conocimiento de la biología y dinámica poblacional de *Sphyrna lewini* (Pisces: Chondrichthyes) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Tavares R, Provenzano F (2000). Alimentación de los juveniles del tiburón macuira, *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes.1839), en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. Acta Biológica Venezolana 20: 59-67
- Tavares R (2008) Occurrence, diet and growth of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, from Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. Caribb J Sci 44: 291-302
- Torres-Rojas Y, Hernández-Herrera A, Galván-Magaña F (2006) Feeding habits of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Mazatlan waters, southern Gulf of California, México. Cybium 30: 85-90
- Vélez JA (1995) Aspectos sobre la biología (alimentación, reproducción y crecimiento) del atún barrilete *Katsunowus pelamis* (Linnaeus, 1758) en el Pacífico Oriental Tropical. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Zapata LA (1992) Contribución al conocimiento de la biología, hábitos alimenticios y crecimiento en la carduma *Cetengraulis mysticetus* (Gunther, 1866) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali
- Zanela I (2008) Caracterización de la pesca y algunos aspectos sobre la reproducción, alimentación y distribución del tiburón martillo *Sphyrna lewini*, Sphyrnidae, en el Pacífico de Costa Rica. MSc thesis, Universidad Nacional de Costa Rica, San José
- Zuluaga A (1996) Aspectos biológicos de la lisa (Pisces: Mugilidae) en el área de estudio y sus alrededores (Pacífico colombiano). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali

III. ESTRUCTURA ISOTÓPICA DE LA RED TRÓFICA DE LA ZONA CENTRAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO

*Manuscrito preparado para ser sometido a publicación en la revista Marine Ecology Progress Series.

RESUMEN

Se llevó a cabo un estudio acerca de la distribución isotópica de las especies que conforman la red trófica de la zona centro sur del Pacífico colombiano. Se obtuvieron muestras de músculo de 55 especies o grupos de especies divididas en 7 grupos funcionales tróficos (zooplantívoros, zoobentívoros, detritívoros, carcinófagos, piscívoros primarios, secundarios y terciarios). La red se encontró alejada de la señal isotópica del manglar y cercana a la señal isotópica del fitoplancton, por lo que se considera que la señal base es marina y no terrestre. Los grupos bentónicos presentaron las mayores variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ (-16.4 a -20.9). Se calcularon para la red la distancia media al centroide (2.02), el rango de nitrógeno y carbono (9.89 y 9.65), la distancia al vecino más cercano y su desviación estándar (0.46 y 0.60), el área total de la red (57.8) y el área de la elipse corregida (6.43). Se encontró que la red presenta una alta sobreposición de los nichos isotópicos y presencia de omnivoría (22 de las 28 especies evaluadas), siendo mayores en los piscívoros secundarios y terciarios. La red presentó características que le confieren estabilidad, como son la redundancia de las especies y la omnivoría.

INTRODUCCIÓN

El entendimiento de la estructura y función de las redes tróficas aporta a la comprensión de diversos procesos ecológicos, toda vez que las interacciones tróficas intra e inter específicas contribuyen, entre otros, con el flujo de energía, la dinámica de las poblaciones, patrones de diversidad y funcionamiento de ecosistemas (Thompson & Townsend 2005, Srivastava & Bell 2009, Rooney & McCann 2012, Thompson et al. 2012).

Por ello, la determinación de las relaciones alimentarias entre especies es fundamental para cuantificar la estructura trófica, donde los métodos tradicionales, como identificación de contenidos estomacales, análisis de heces y observaciones de comportamiento, son dispendiosos, dependientes del muestreo en espacio y tiempo así como del tamaño de muestra, y no reflejan la digestión y asimilación de los alimentos, conduciendo a la sobre o sub estimación de las contribuciones de cada uno de ellos (Bearhop et al. 2004, Quevedo et al. 2009, Layman et al. 2012).

Los análisis de isótopos estables (AIE), son una alternativa a dichos problemas ya que proveen información de los alimentos asimilados por un depredador, permitiendo identificar, con menor esfuerzo, su posición trófica, cambios ontogénicos, variación espacial y temporal de la dieta entre otros (Quillfeldt et al. 2005, Hussey et al. 2011, Corbisier et al. 2014, Perkins et al. 2014, Carlisle et al. 2015). De igual forma, los AIE se han posicionado como un mecanismo importante y prometedor en el estudio de las propiedades estructurales y funcionales de las redes tróficas (Layman et al. 2007, Jackson et al. 2011, Layman et al. 2012, Hussey et al. 2014, Middelburg 2014) y como una alternativa o complemento a las aproximaciones topológicas (Dambacher et al. 2010, Navia et al. 2012) o de balance de masas (Coll & Libralato 2012, Cruz-Escalona et al. 2013, Tecchio et al. 2013,) en el estudio de redes tróficas.

En cuanto a su aplicación, los isótopos de carbono presentan un fraccionamiento ($\delta^{13}\text{C}$) limitado ($\approx 1\text{‰}$ por nivel trófico) permitiendo identificar diferentes fuentes de producción primaria

y establecer líneas base para la determinación de niveles tróficos (Fry & Sherr 1984, Peterson et al. 1985, Schmidt et al. 2014). Por su parte, el marcado fraccionamiento de los isótopos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) entre las presas y los consumidores es utilizado para determinar la dieta y el nivel trófico (Post 2002, Dale et al. 2011).

La aproximación más común para estos isótopos en estudios de redes tróficas ha sido la representación de los valores medios de las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en un plano cartesiano, a partir del cual se infieren aspectos de la estructura de la red (Layman et al. 2007). Así mismo, algunas medidas cuantitativas como la posición trófica (Post et al. 2002), la contribución relativa de las presas a los consumidores (Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002), la amplitud de nicho (Post 2003) y variabilidad intraespecífica de la dieta (Bolnick et al. 2003) han sido desarrolladas, siendo todas estas aplicadas a una o unas pocas especies de interés (Layman et al. 2007).

Al respecto, recientes estudios han generado mediciones que proveen información de la estructura isotópica de la red como un todo (Layman et al. 2007, Jackson et al. 2011), permitiendo cálculos como la longitud de las cadenas, la diversidad isotópica, el nicho isotópico, la amplitud y sobreposición de nichos isotópicos y la redundancia trófica dentro de la red (Newsome et al. 2010, Jackson et al. 2011, 2012, Perkins et al. 2014).

La red trófica de la zona de estudio fue descrita previamente desde el punto de vista topológico, basándose en una matriz binomial de relaciones depredador-presa, encontrando que los camarones son las especies de mayor cercanía e intermediación (sensu Jordán et al. 2006), mientras que los tiburones de gran tamaño fueron las especies de mayor importancia posicional y menor redundancia topológica (Navia et al., 2010, 2012). Estos trabajos sugieren una red trófica sensible a la pérdida de especies de baja redundancia topológica, las cuales han sido fuertemente impactadas por pesca (Navia et al. 2012). Con el objetivo de complementar la información topológica y

disponer de mayores elementos técnicos para la conservación del ecosistema estudiado, este trabajo examinó las relaciones isotópicas de los componentes de la red trófica del Golfo de Tortugas con el fin de determinar: 1) fuentes de alimento de la red, 2) nicho isotópico de las especies, 3) diversidad isotópica de la red, 3) sobreposición y redundancia trófica entre los componentes de la red y 4) niveles de omnivoría dentro de la red.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la zona costera del Pacífico colombiano, en las localidades de La Barra, El Tigre y sus inmediaciones, la cual se caracteriza por presentar una superficie plana con costas bajas y un gran aporte fluvial del Río San Juan ($2550\text{m}^3\text{ s}^{-1}$) (Restrepo et al 2002, Poveda et al. 2004). Presenta una precipitación anual superior a 7.000 mm, una humedad relativa superior al 90% con una temperatura ambiente promedio anual de 27.5°C (Cantera et al. 1998, Poveda et al. 2004).

Colecta de muestras y preparación

Para obtener muestras de todos los niveles tróficos de la red de la zona de estudio se utilizaron dos estrategias diferentes. La primera, muestreos mensuales durante seis meses (marzo – agosto de 2013) en pesqueras de la ciudad de Buenaventura, utilizando la captura de embarcaciones industriales y artesanales cuyas faenas se realizaron en la zona de estudio. La segunda estrategia consistió en faenas de pesca esporádicas en la zona de estudio (2009 a 2012), en las cuales se colectaron las especies obtenidas en pesca artesanal de camarón de aguas someras y pesca artesanal de pequeños pelágicos (malla). En estas faenas se colectaron muestras de especies que no presentan interés comercial y que por tanto no son desembarcadas en puerto. Esto incluyó bivalvos,

gasterópodos, cangrejos, estomatópodos, peces pequeños, fito y zooplancton. Todas las especies consideradas en el estudio (bentónicas, demersales y pelágicas) hacen parte de la zona nerítica del área de estudio, y se excluyeron aquellas que presentaron hábitos exclusivamente oceánicos y/o migratorios (Caicedo-Pantoja et al. 2009; Mejía-Falla et al., 2011; Zapata & Usma, 2013)

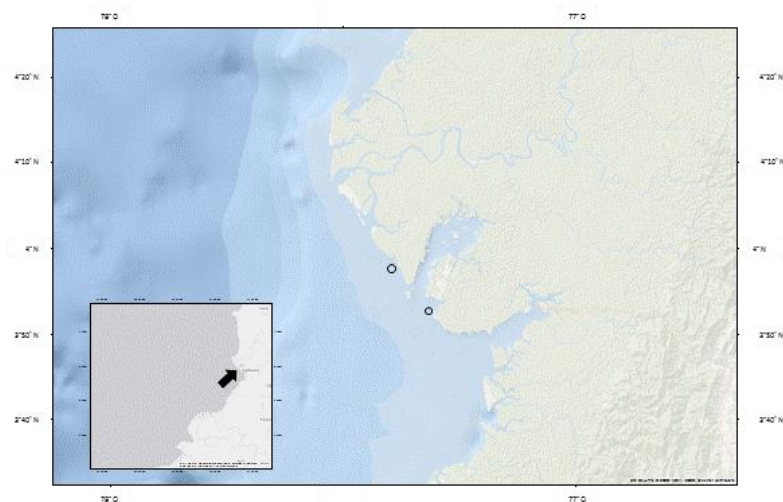


Fig. 1. Área de estudio donde se realizaron las colectas para el análisis isotópico de la red trófica

Para la extracción de las muestras, cada individuo fue identificado al nivel taxonómico más bajo posible y medido de acuerdo al grupo taxonómico a que perteneciera (Agudelo et al. 2011). De cada ejemplar seleccionado se extrajo una muestra de músculo de aproximadamente 3 cm³, las cuales fueron rotuladas y congeladas para su traslado al laboratorio. Las muestras fueron almacenadas a -20°C hasta su procesamiento.

Para excluir posibles efectos ontogénicos en la señal isotópica de cada especie, las muestras a procesar se seleccionaron de tallas similares (Auriolles com, pers.). Para eliminar la humedad, las muestras fueron expuestas a una temperatura de 55°C por 48 horas. La extracción de lípidos de las muestras de peces óseos, invertebrados y elasmobranquios, se realizó lavando el músculo seco con una solución de acetona-metanol 2:1 (Post et al. 2007) cada dos horas durante 12 horas y

sumergiéndolas 12 horas más en la solución. Posteriormente las muestras fueron lavadas y secadas nuevamente a 55 °C durante 24 horas.

Las muestras secas se maceraron y almacenaron en capsulas de estaño con pesos de 1.0 ± 0.2 mg. Las muestras fueron analizadas para señal de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el Stable Isotope Facility de la Universidad de California, Davis, mediante un espectrómetro de masas PDZ Europa 20e20. Los valores de tasas de isótopos estables son reportados en notación delta (δ) con $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$, donde $R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ o ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$. Las tasas isotópicas son expresadas en valores por mil (‰) relativos a las tasas de los estándares internacionales de referencia ($R_{\text{estándar}}$) los cuales son el nitrógeno atmosférico y el Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) para nitrógeno y carbono respectivamente (Fry 2006).

Análisis estadístico

Para estimar el nivel trófico (NT) de las especies que componen la red se consideró al camarón pomadilla, *Protrachypene precipua*, como la señal base (NT=2.2). Esto, debido a la ausencia de información del isótopo $\delta^{15}\text{N}$ de fito y zooplancton. Ya que no existe un valor único de enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ (Δ) para toda la red (Olive et al. 2003, Caut et al. 2009), y que el uso de un solo valor genera sesgos en el cálculo de los niveles tróficos, se utilizó para los elasmobranquios un enriquecimiento por nivel trófico de 2.29‰ (Hussey et al. 2010), para los peces óseos de 2.5‰ (Caut et al. 2009) y para los invertebrados de 3.4‰ (Minagawa & Wada 1984, Post 2002). Con estos valores se aplicó la ecuación propuesta por Post (2002):

$$\text{TP} = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}})}{\Delta_n}$$

donde λ es el nivel trófico de *P. precipua*, Δ_n es el valor teórico del enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ por nivel trófico, $\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}}$ es el valor de $\delta^{15}\text{N}$ de cada especie de la red y $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ es el valor de $\delta^{15}\text{N}$

de *P. precipua*. Para visualizar la distribución de los valores isotópicos y la estructura de la red, se realizó un bi-plot con $\delta^{13}\text{C}$ en el eje x y $\delta^{15}\text{N}$ en el eje y.

Con el fin de facilitar la interpretación de los análisis realizados, las especies trabajadas fueron agrupadas, con base en la dieta de cada una, en siete grupos tróficos funcionales, (zooplancctívoros, zoobentívoros, detritívoros, carcinófagos, piscívoros primarios, secundarios y terciarios) (Hussey et al 2014) (Tabla S1).

Para caracterizar cuantitativamente aspectos estructurales de la red, basados en las tasas de isótopos estables, se aplicaron seis medidas propuestos por Layman et al. (2007). Estas fueron calculadas sobre los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de múltiples individuos de cada especie de la red. Aunque se conoce que hay una importante variación intraespecifica en las señales isotópicas, en este nivel de análisis (comunidad) no es significativa (Layman et al. 2007).

Las primeras cuatro medidas se basan en la extensión total del espaciamento dentro del bi-plot entre $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, y son indicadoras de la diversidad trófica de la red. Estas son: el rango del $\delta^{15}\text{N}$ (RN), que es la distancia entre dos especies con el nivel de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecido y más reducido y se usa como una representación de la estructura vertical de la red. El rango del $\delta^{13}\text{C}$ (RC), distancia entre las dos especies con los niveles de $\delta^{13}\text{C}$ más enriquecidos y más reducidos. El área total (AT), es el área de la envoltura convexa que abarca todas las especies dentro del espacio del bi-plot $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$. La distancia media al centroide (DC), es la medida Euclidiana promedio de la distancia de cada especie al centroide de $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$, donde el centroide es la media de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para todas las especies de la red. Las otras dos medias, la distancia media al vecino más cercano (DVC) y su respectiva desviación estándar (DEDVC), reflejan posiciones relativas de las especies entre ellas dentro del nicho isotópico e indican el nivel de redundancia trófica (Layman 2007, Tabla S1).

No obstante, el cálculo de las medidas propuestas por Layman (2007) provee un sólo valor de cada una y no reconoce la variabilidad natural del sistema estudiado. Por ello, considerar la incertidumbre asociada a las diferentes fuentes de error es relevante al momento de derivar conclusiones en términos ecológicos (Jackson et al. 2011). En ese sentido, se usó una aproximación Bayesiana con miras a propagar y cuantificar dicha incertidumbre sobre los valores de cada una de las medidas obtenidas. Siguiendo la metodología propuesta por Jackson et al. (2011), dicho enfoque permite obtener una distribución posterior (o rango de probabilidad) a partir de 10000 repeticiones de los valores de las medidas obtenidas inicialmente, así como determinar los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%. Así, es posible generar estimados robustos de las medidas de la comunidad, facilitando comparaciones entre las mismas. Para ello se usó SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R) (Jackson et al. 2011, R Development Core Team 2014) del paquete SIAR (Parnell & Jackson 2013).

Debido a que el área total (AT) es calculada a partir de una envoltura convexa (Cornwell et al. 2006), obtenida al unir los puntos más extremos en el bi-plot isotópico, este valor no es una medida comparable de amplitud de nicho cuando se aplica a diferentes tamaños de muestra. Por ello, es conveniente calcular el área estándar de la elipse (AEE) como una medida de la amplitud media central del nicho isotópico (Jackson et al. 2011). El AEE de un grupo de datos bivariados es calculado con la varianza y covarianza de los datos en x y en y, conteniendo aproximadamente el 40% de los mismos, por lo tanto revela la amplitud media central del nicho isotópico. Para corregir el efecto del tamaño de muestra, una corrección en el denominador al calcular las varianzas, eliminando un grado de libertad extra ($n-2$), se identificó como apropiada para tamaños de muestra pequeños, dando lugar al área estándar de la elipse corregida (AEEc) (Jackson et al. 2001, Jackson et al. 2012). Esta medida fue calculada para la red trófica completa con el fin de medir la amplitud del nicho isotópico de la misma y de cada una de las especies, e identificar así la sobreposición de

los mismos dentro de cada grupo trófico funcional previamente definido (Tabla S1). Con el fin de realizar comparaciones entre especies, se calculó el AEE usando inferencia Bayesiana para estimar la distribución posterior de AEE (AEEb). Todas las mediciones de área de la elipse se obtuvieron con el programa SIBER (Jackson et al. 2011).

Para determinar las fuentes de alimento y el nivel de omnivoría dentro de la red trófica, se realizó un modelo mixto bayesiano MixSIAR (Parnell et al. 2008, Parnell et al. 2010 Stock & Seemans 2013), el cual estima la contribución relativa de los recursos asimilados en la dieta de cada uno de los consumidores. Los modelos mixtos bayesianos examinan todas las posibles combinaciones de recursos que podrían resultar en el valor isotópico observado en el consumidor, (Layman et al. 2012). Dicho análisis permite observar en qué medida las presas que contribuyen a la dieta de un depredador se encuentran distribuidas en uno o varios niveles tróficos, y por lo tanto si la dieta de este es omnívora. Para estimar los parámetros de los modelos mixtos bayesianos (número de cadenas, longitud de la cadena, *burn-in* y sensibilidad) se efectuaron tres cadenas (considerando número de datos, número de covariables y número de isótopos) del método Monte Carlos vía Cadenas de Markov (CMMC), cada una con 100000 iteraciones. Los valores de las primeras 50000 iteraciones fueron descartadas como *burn-in* (denominada, etapa de calentamiento), con un muestreo posterior cada 50 iteraciones (Parnell et al 2008, 2013).

RESULTADOS

Se colectó un total de 464 muestras correspondientes a 55 especies (13 elasmobranquios, 28 peces óseos y 14 invertebrados), distribuidos en 7 grupos funcionales tróficos (Tabla 1). En cuanto al $\delta^{13}\text{C}$, la red trófica presentó una señal muy enriquecida (-17.5 ± 1.38), cercana a la señal isotópica del fitoplancton (-22.1 ± 1.45). Los valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ y de nivel trófico los presentaron los detritívoros y zoobentívoros, mientras los valores más enriquecidos se encontraron

en los tres grupos de piscívoros (Tabla 1). La mayor variación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se presentó en los dos grupos de especies bentónicas (detritívoros y zoobentívoros) (Fig. 2, Tabla 1).

Tabla 1. Valores de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, nivel trófico y área de la elipse corregida (AEEc) de la zona central del Pacífico colombiano.

Grupo trófico funcional-especie	n	Media \pm D.E $\delta^{15}\text{N}$	Media \pm D.E $\delta^{13}\text{C}$	Nivel trófico	AEEc
Zooplactívoros		12.4\pm0.86	-17.9\pm0.83		
<i>Larimus argenteus</i>	13	13.0 \pm 0.29	-17.2 \pm 0.22	3.7	0.21
<i>Menticirrhus nasus</i>	4	12.3 \pm 0.08	-17.0 \pm 0.30	3.4	0.10
<i>Nebris occidentalis</i>	4	13.0 \pm 0.03	-17.6 \pm 0.57	3.7	0.07
<i>Notarius</i> spp.	9	13.2 \pm 0.45	-17.6 \pm 0.63	3.7	0.84
<i>Paralonchurus dumerilli</i>	4	11.2 \pm 0.59	-18.6 \pm 0.80	3.0	1.65
<i>Paralonchurus goodei</i>	13	11.3 \pm 0.61	-18.8 \pm 0.89	3.0	0.81
<i>Parapsettus panamensis</i>	11	12.5 \pm 0.66	-18.2 \pm 0.37	3.5	0.72
<i>Stellifer ericymba</i>	5	12.8 \pm 0.07	-17.7 \pm 0.33	3.6	0.08
<i>Stellifer oscitans</i>	4	13.2 \pm 0.35	-17.3 \pm 0.02	3.7	0.03
Detritívoros		9.4\pm0.90	-17.8\pm0.16		
<i>Callinectes arcuatus</i>	7	9.7 \pm 0.93	-16.4 \pm 1.08	2.3	2.88
<i>Litopenaeus occidentalis</i>	6	9.0 \pm 0.68	-19.9 \pm 1.33	2.1	3.08
<i>Melongena patula</i>	8	8.7 \pm 1.46	-16.5 \pm 1.29	2.0	2.65
<i>Portunus xantussii</i>	6	10.0 \pm 0.51	-17.9 \pm 1.75	2.5	3.38
<i>Protrachypene precipua</i>	8	9.2 \pm 0.31	-17.9 \pm 0.19	2.2	0.20
<i>Rimopenaeus fuscina</i>	10	9.6 \pm 0.47	-18.6 \pm 1.16	2.3	1.52
Zoobentívoros		10.9\pm0.96	-18.6\pm1.82		
<i>Achirus</i> sp.	12	10.5 \pm 0.98	-20.9 \pm 1.89	2.7	2.51
<i>Achirus scutum</i>	9	11.3 \pm 0.67	-17.2 \pm 0.57	3.0	1.39
<i>Etropus crossotus</i>	4	12.5 \pm 1.08	-17.7 \pm 0.68	3.5	3.29
<i>Narcine entemedor</i>	8	11.1 \pm 1.06	-18.3 \pm 0.85	3.0	1.90
<i>Narcine leoparda</i>	6	10.4 \pm 0.65	-17.7 \pm 0.67	2.7	4.26
<i>Palinuridae</i>	3	10.6 \pm 0.11	-16.7 \pm 0.04	2.6	0.01
<i>Stenocionops ovata</i>	5	11.5 \pm 0.25	-16.4 \pm 0.85	2.9	0.70
<i>Symphurus elongatus</i>	5	10.4 \pm 0.82	-19.5 \pm 1.37	2.7	4.10
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	12	10.3 \pm 0.55	-19.4 \pm 1.01	2.5	1.39
Carcinófagos		12.5\pm1.13	-17.2\pm1.20		
<i>Batrachoides pacifici</i>	4	11.5 \pm 0.36	-16.8 \pm 0.55	3.0	0.94
<i>Callinectes toxotes</i>	5	10.5 \pm 0.41	-17.4 \pm 1.36	2.6	1.88
<i>Cathorops fuerthii</i>	10	11.6 \pm 0.52	-19.6 \pm 1.05	3.2	0.90
<i>Hepatus kossmanni</i>	8	13.1 \pm 0.61	-16.0 \pm 0.43	3.3	0.98
<i>Ophichthus zophochin</i>	5	10.8 \pm 0.65	-18.8 \pm 1.49	2.8	1.83
<i>Paralonchurus petersi</i>	15	12.4 \pm 0.35	-17.5 \pm 0.55	3.5	0.48
<i>Porichthys margaritatus</i>	4	12.9 \pm 0.69	-17.4 \pm 0.53	3.7	1.24
<i>Selene peruviana</i>	15	13.7 \pm 0.99	-17.4 \pm 0.25	4.0	0.84
<i>Sphyrna tiburo</i>	7	13.0 \pm 0.98	-16.3 \pm 0.60	3.9	2.05
<i>Squilla aculeata aculeata</i>	10	11.9 \pm 0.58	-16.4 \pm 0.75	3.0	1.56
<i>Squilla mantoidea</i>	8	12.6 \pm 0.36	-16.5 \pm 0.33	3.2	0.45
<i>Syacium ovale</i>	5	12.8 \pm 0.56	-16.3 \pm 0.48	3.6	0.67
<i>Urotrygon aspidura</i>	12	13.6 \pm 0.90	-16.8 \pm 0.76	4.1	1.09
Piscívoros primarios		13.0\pm1.00	-17.4\pm1.13		
<i>Bagre pinnimaculatus</i>	10	13.2 \pm 0.38	-18.1 \pm 0.33	3.9	0.41
<i>Centropomus</i> sp.	7	13.0 \pm 0.44	-17.2 \pm 1.48	3.7	1.14

<i>Mustelus lunulatus</i>	7	11.5±2.01	-18.0±1.42	3.2	3.92
<i>Sphyrna corona</i>	9	12.9±0.87	-16.5±0.37	3.8	1.14
<i>Anchoa</i> sp.	8	13.0±0.39	-17.8±0.56	3.7	0.69
<i>Lolliguncula panamensis</i>	16	13.7±0.37	-16.9±0.88	4.2	1.07
<i>Scomberomorus sierra</i>	40	12.7±1.19	-18.4±1.97	3.6	5.67
<i>Synodus scituliceps</i>	53	13.1±0.31	-17.0±0.20	3.8	0.22
Piscívoros secundarios		14.0±1.27	-16.7±0.77		
<i>Caranx caninus</i>	5	15.3±0.30	-16.4±0.31	4.6	0.16
<i>Brotula clarkae</i>	6	15.2±0.18	-16.5±0.25	4.6	0.21
<i>Carcharhinus porosus</i>	5	14.6±0.28	-15.9±0.22	4.5	0.21
<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	16	13.7±0.92	-16.9±0.82	4.0	2.51
<i>Dasyatis longa</i>	12	13.8±0.84	-16.2±0.58	4.2	0.74
<i>Mustelus henlei</i>	13	14.6±0.34	-16.8±0.62	4.5	0.72
<i>Squatina californica</i>	7	11.7±1.71	-17.7±0.70	3.3	2.19
Piscívoros terciarios		14.5±1.09	-16.1±0.73		
<i>Carcharhinus limbatus</i>	5	15.1±0.45	-15.7±0.40	4.8	0.45
<i>Galeocерdo cuvier</i>	3	14.0±1.38	-16.4±1.16	4.3	6.00
<i>Sphyrna lewini</i>	5	14.2±1.28	-16.4±0.68	4.4	2.81

La diversidad trófica promedio dentro de la red, medida con la distancia media del centroide (DC), fue de 2.02, mientras que la longitud trófica de la misma, calculada con el rango del nitrógeno (RN) fue de 9.89. La diversificación del nicho de los recursos basales (rango del Carbono) fue de 9.65. Se encontró una alta cercanía en la distribución de los nichos tróficos de las especies que componen la red (DEDVC = 0.60) y por tanto, una alta redundancia de los componentes de esta (DVC = 0.46) (Fig. 3). El AT, considerada como el total de la diversidad trófica dentro de red tuvo un valor de 57.80 mientras que el área de la elipse corregida de la red completa (AEEc) fue de 6.43. En cuanto a cada especie, los valores de área estándar de la elipse (AEE) y su valor corregido (AEEc) mostraron que la mayoría de especies tienen un valor de nicho isotópico estrecho, mientras unas pocas muestran un nicho isotópico amplio (Fig. 4).

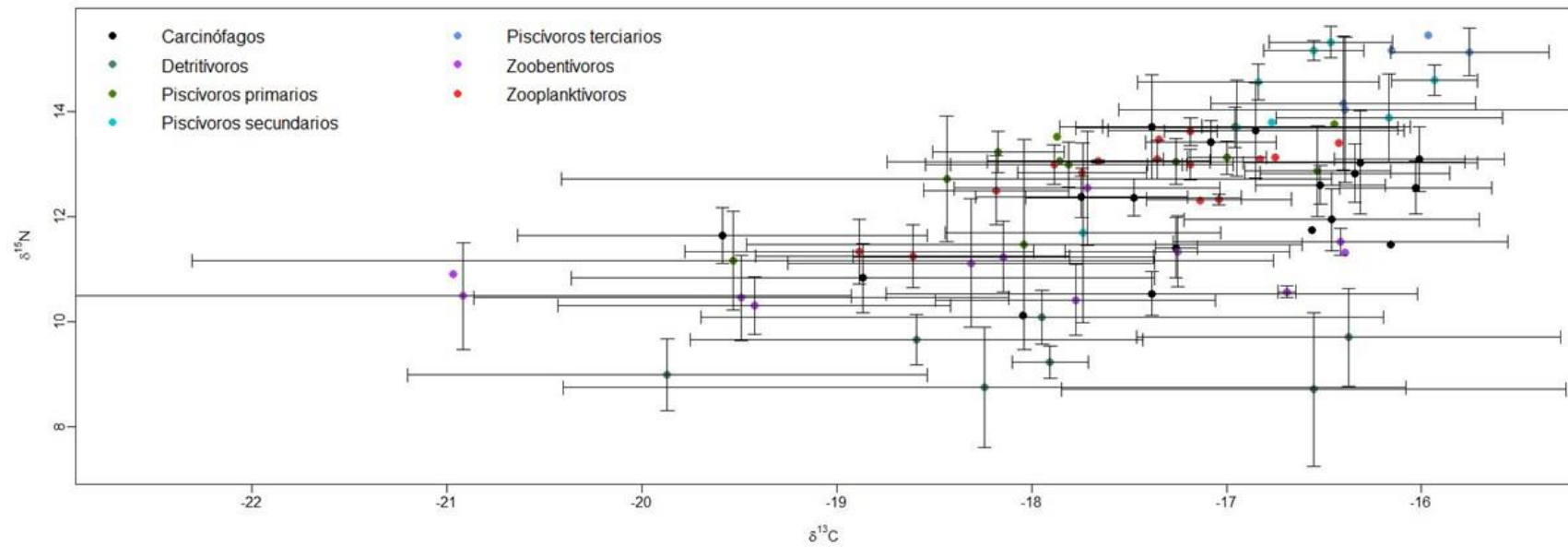


Fig. 2. Valores isotópicos promedio \pm DE de las especies que componen la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano.

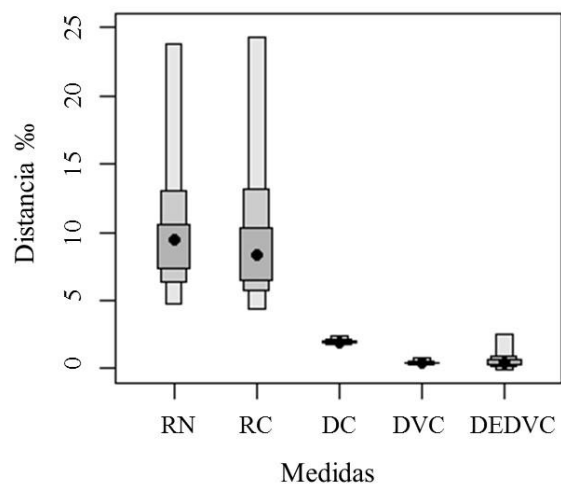


Fig. 3. Media del rango de nitrógeno (RN) y carbono (RC), distancia media al centroide (CD), distancia media al vecino más cercano (DVC) y su respectiva desviación estándar (DEDVC) para la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano. Los puntos negros representan la moda y las cajas grises (oscuro a claro) muestran los intervalos de confianza de 50, 75 y 95% respectivamente.

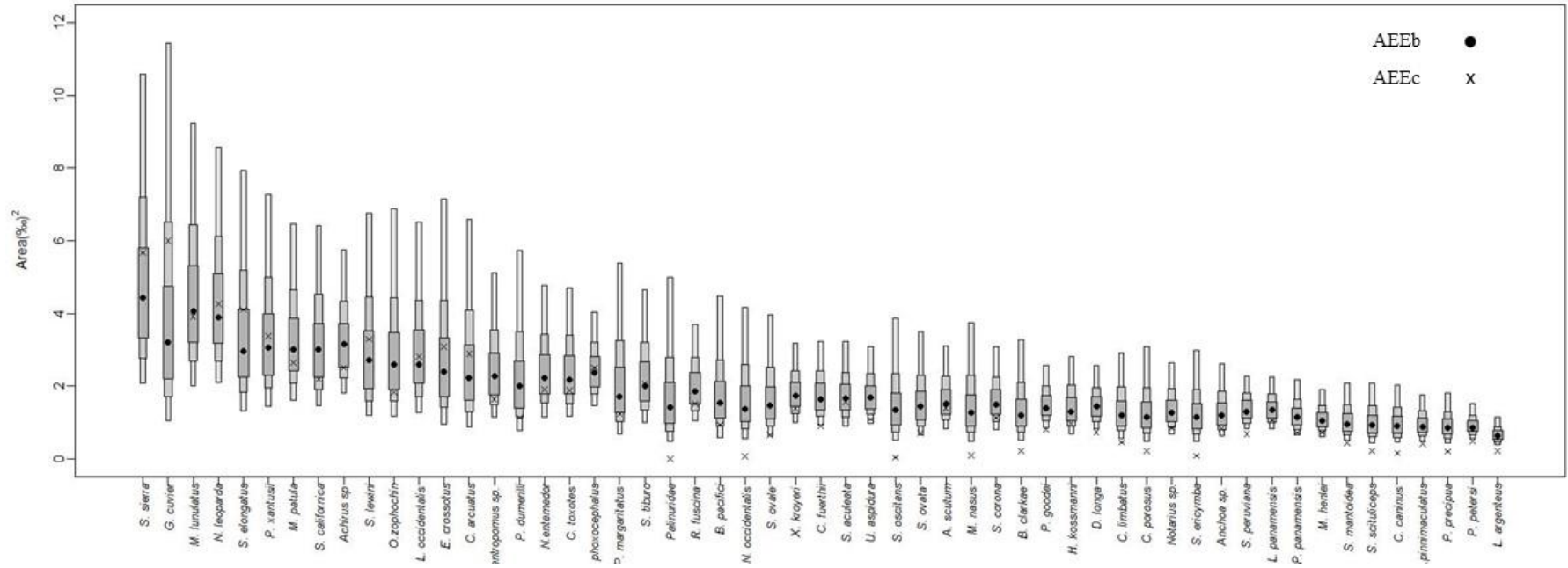


Fig. 4. Área de la elipse estándar bayesiana (AEEb) y corregida (AEEc) de las especies que componen la red trófica de la zona central del Pacífico colombiano. Los puntos negros representan la moda. Las cajas grises (oscuro a claro) muestran los intervalos de confianza de 50, 75 y 95% respectivamente.

Los valores obtenidos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ y sus respectivas áreas de elipse corregidas, muestran una gran interacción trófica (sobreposición) entre las especies analizadas, y claro está, entre los grupos tróficos predeterminados (Fig. 5a). Al observar los grupos tróficos por separado, se nota una tendencia de las elipses sobrepuestas a extenderse hacia nichos isotópicos diferentes, ya sea sobre el eje $\delta^{15}\text{N}$ o sobre el $\delta^{13}\text{C}$, y por lo tanto a ocupar espacios diferentes en el espacio isotópico. Los zooplanctívoros presentaron sobreposiciones entre 0.26% y 71.59% con excepción de *Menticirrhus nasus* la cual presentó un nicho isotópico aislado (Fig. 5b). Todos los detritívoros se solaparon, llegando incluso *Rimapenaeus fuscina* a estar contenida en un 99% dentro del nicho isotópico de *Portunus xantussi* (Fig. 5c). En los zoobentívoros se observó un alto grado de sobreposición (entre 21.62 y 100%), con dos especies de valor bajo (4.96%) y Palinuridae sin sobreposición de nicho isotópico (Fig. 5d). Los carcinófagos presentaron sobreposiciones en su mayoría superiores al 20% y solo una especie, *Cathorops fuerthii* no presentó traslape isotópico (Fig. 5e). Los piscívoros primarios presentaron porcentajes de interacción isotópica superiores al 15%, mientras que en los piscívoros secundarios la relación fue aún mayor (>30%), con excepción de *Carcharhinus porosus* y *Dasyatis longa* (Fig. 5f,g). Dos de las tres especies de piscívoros terciarios (*Sphyna lewini* y *Carcharhinus limbatus*) estuvieron contenidas, en un 99% y 100% dentro del nicho isotópico de *Galeocerdo cuvier*. Entre esas dos especies se presentó una sobreposición isotópica del 32.1% (Fig. 5h).

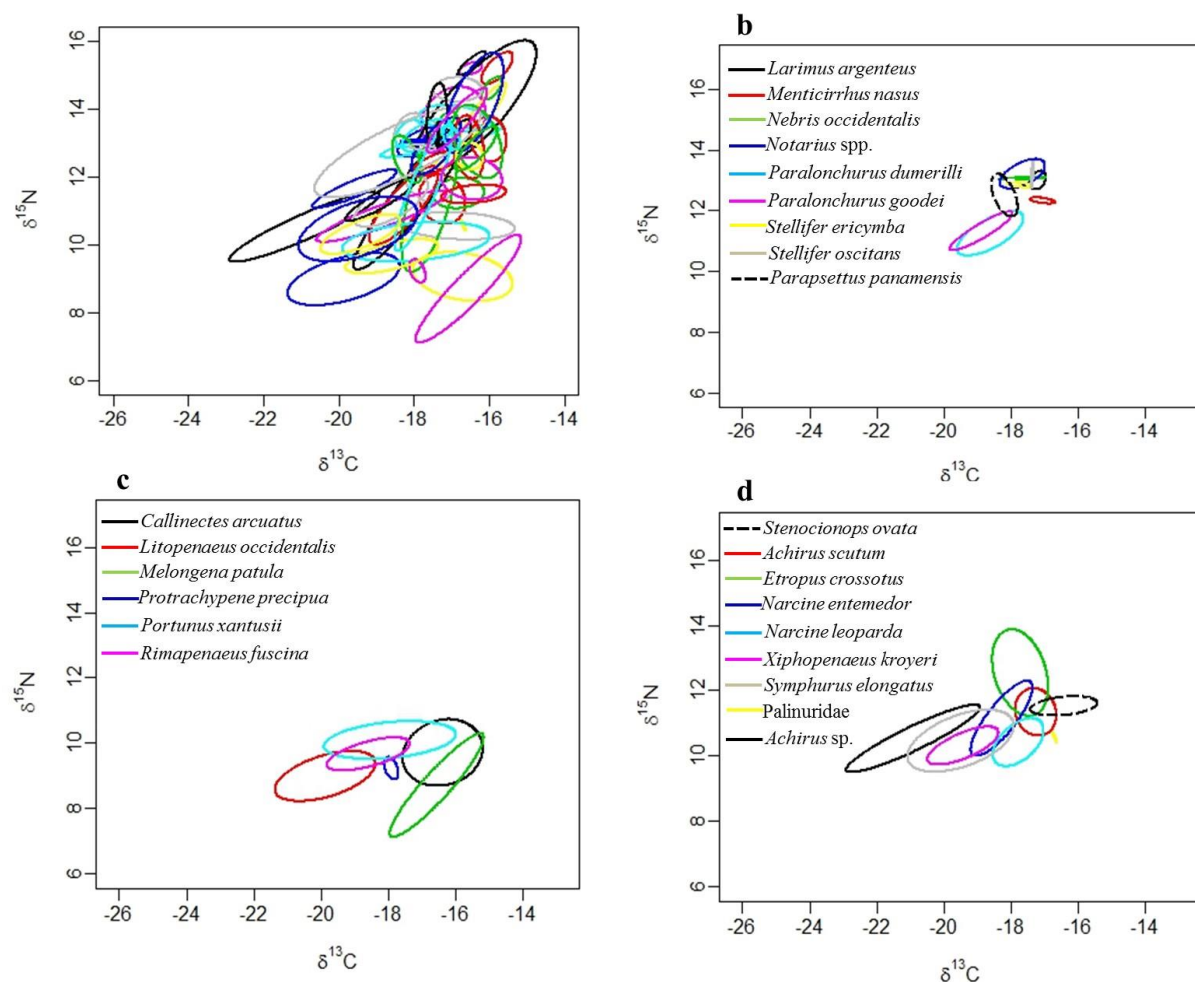
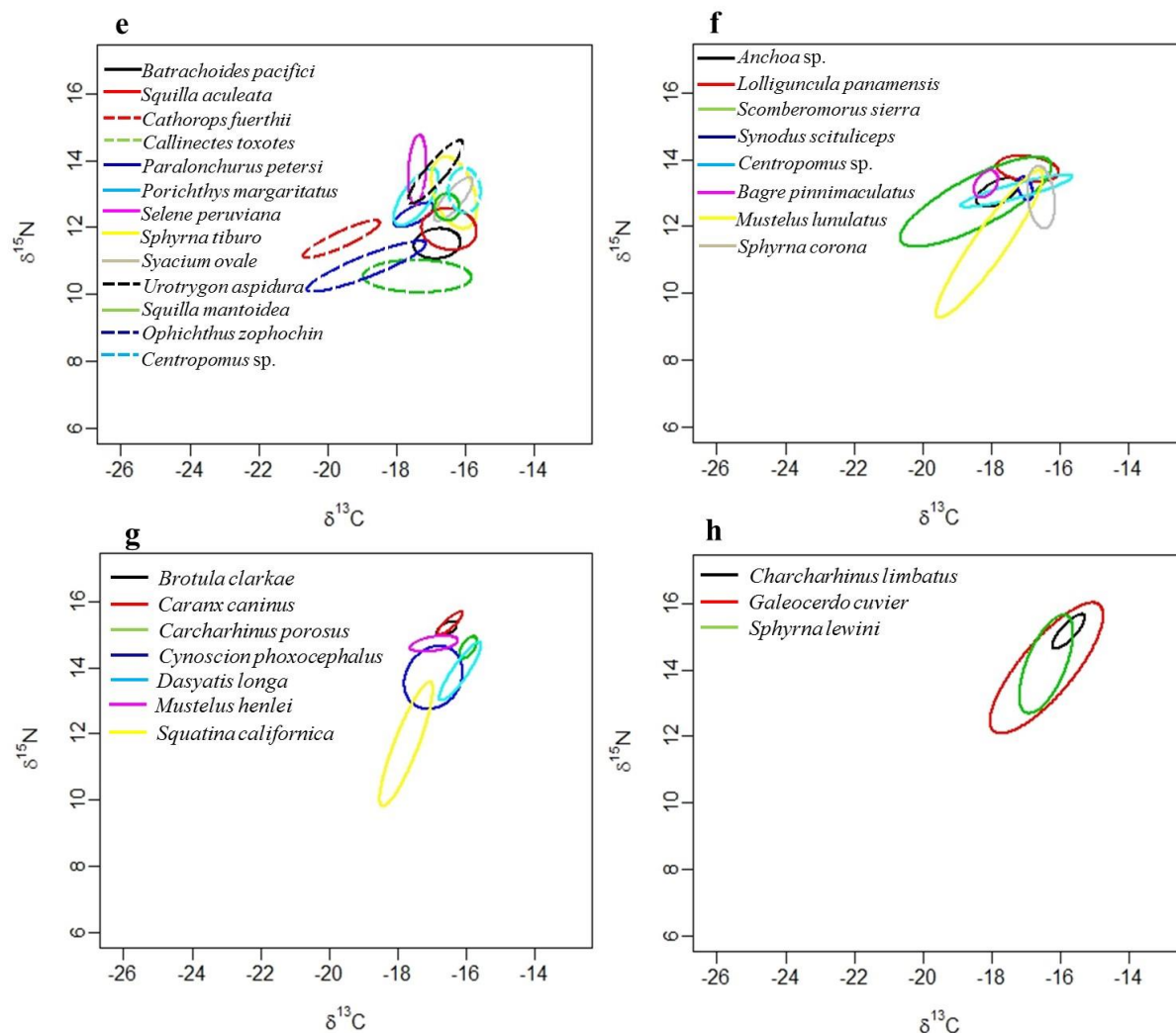


Fig. 5. Áreas de las elipses corregidas (AEEc) de todas las especies que componen la red (a) y los diferentes grupos funcionales tróficos: b) zooplancívoros, c) detritívoros, d) zoobentívoros, e) carcinófagos y piscívoros f) primarios, g) secundarios y h) terciarios.



Continuación Fig. 5. Áreas de las elipses corregidas (AEEc) de todas las especies que componen la red (a) y los diferentes grupos funcionales tróficos: b) zooplanctívoros, c) detritívoros, d) zoobentívoros, e) carcinófagos y piscívoros f) primarios, g) secundarios y h) terciarios.

En cuanto al aporte de las presas a la dieta de los depredadores, los carcinófagos se alimentaron principalmente de peneidos (entre 40% y 100%), mientras que las squillas constituyeron un ítem de baja importancia (<10%) (Fig 6. a-i). *U. aspidura* y *S. tiburo* tuvieron como presa principal a los portunidos (>60%) (Fig. 6 j, k). Por su parte, los piscívoros primarios presentaron dietas más variadas con aporte de camarones, cangrejos, squillas y peces óseos pequeños (Tabla 2). Por ejemplo, *B. pinnimaculatus* y *M. lunulatus* tuvieron dietas dominada por

peneidos (52.4% y 73.2 %) y portunidos (40% y 14.6%) (Fig. 6 l, m), *Centropomus* sp. tuvo aportes mayores de portunidos (71.5%) y anchoas (15.6%), *Anchoa* sp. de camarones (100%), *L. panamensis* y *S. scituliceps* de peneidos (50.4% y 41.3%), mientras que *S. corona* tuvo aportes similares en porcentaje de camarones, squillas, peces óseos y cangrejos (Fig. 6 n-r).

Por otro lado, los piscívoros secundarios presentaron contribuciones más importantes de peces óseos combinados con crustáceos. *Anchoa* sp. (66.1%) y *H. kossmani* (19.9%) fueron las fuentes de alimento principales de *C. caninus* (Fig. 6 s), mientras peneidos (71.2% y 17.9%) y *Anchoa* sp. (24.3% y 75.6%) lo fueron para *C. phoxocephalus* y *C. porosus* (Fig. 6 t, u). *B. clarkae* tuvo porcentajes similares de las cinco presas en su dieta al igual que *M. henlei* con sus ocho presas (Fig. 6 v, w). La dieta de *D. longa* estuvo constituida principalmente por *S. ovata* (36.2%) y *O. zophochin* (26.4%) (Fig. 6 x) y la de *S. californica* se basó en *L. occidentalis* (35%) y *B. pacifici* (26.9%) (Fig. 6 y). Por último, los piscívoros terciarios tuvieron gran cantidad de presas en sus dietas y valores muy similares de aporte de cada una de ellas. Las tres especies incorporaron a otros elasmobranquios en sus presas, rayas en las dietas de *C. limbatus* y *S. lewini* y tiburones y rayas en la de *G. cuvier* (Fig. 6 z, aa, ab, Tabla 2).

La omnivoría fue evaluada para los depredadores cuyas presas se encontraron dentro de las especies muestreadas. De 28 especies evaluadas, 22 presentaron omnivoría, consumiendo presas de diferentes niveles tróficos (Fig. 7 f, j, l, n, p-z, aa, ab, Tabla 2) o mostrando una señal isotópica de ^{15}N lejana a la de las presas evaluadas, sugiriendo consumo de presas de menor o mayor nivel trófico a las incluidas dentro del presente estudio. Este último fue el caso de *U. aspidura*, *C. fuerthii*, *M. lunulatus*, *O. zophochir* y *S. aculeata aculeata*. (Fig. 7, Tabla 2). La omnivoría se presentó en el 100% de los piscívoros terciarios y secundarios, en el 75% de los piscívoros primarios y en el 47% de los carcinófagos (Tabla 2).

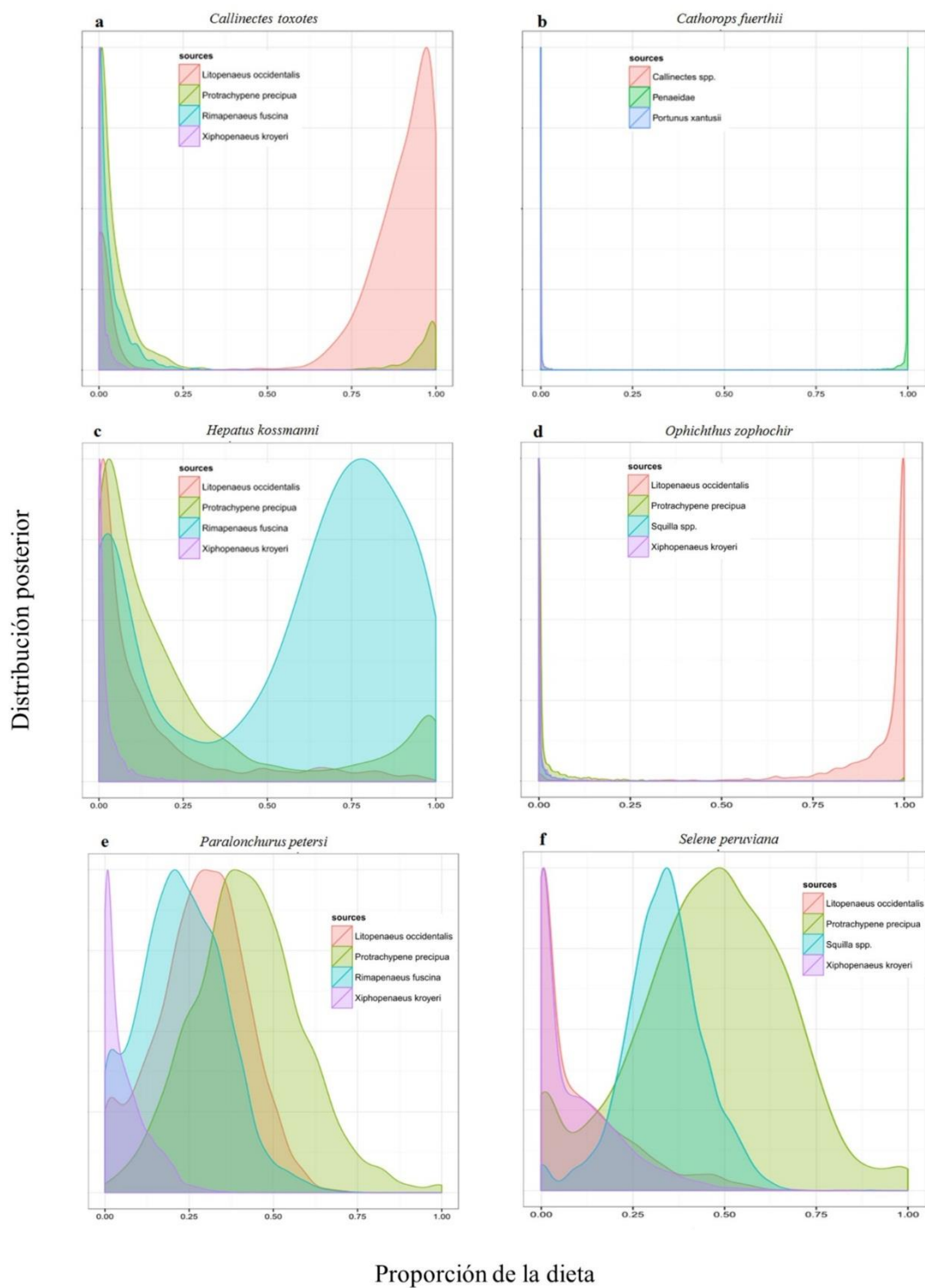
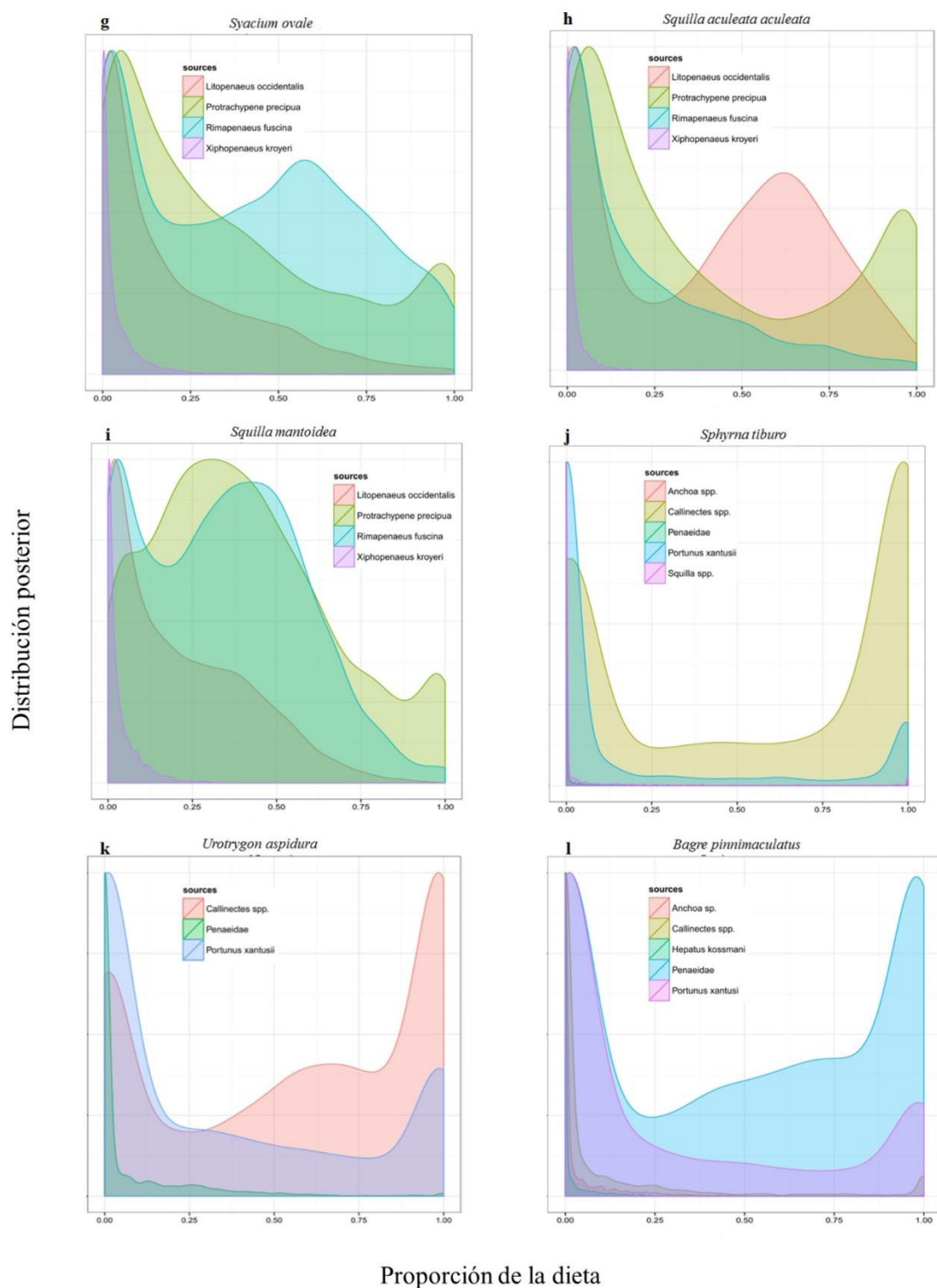
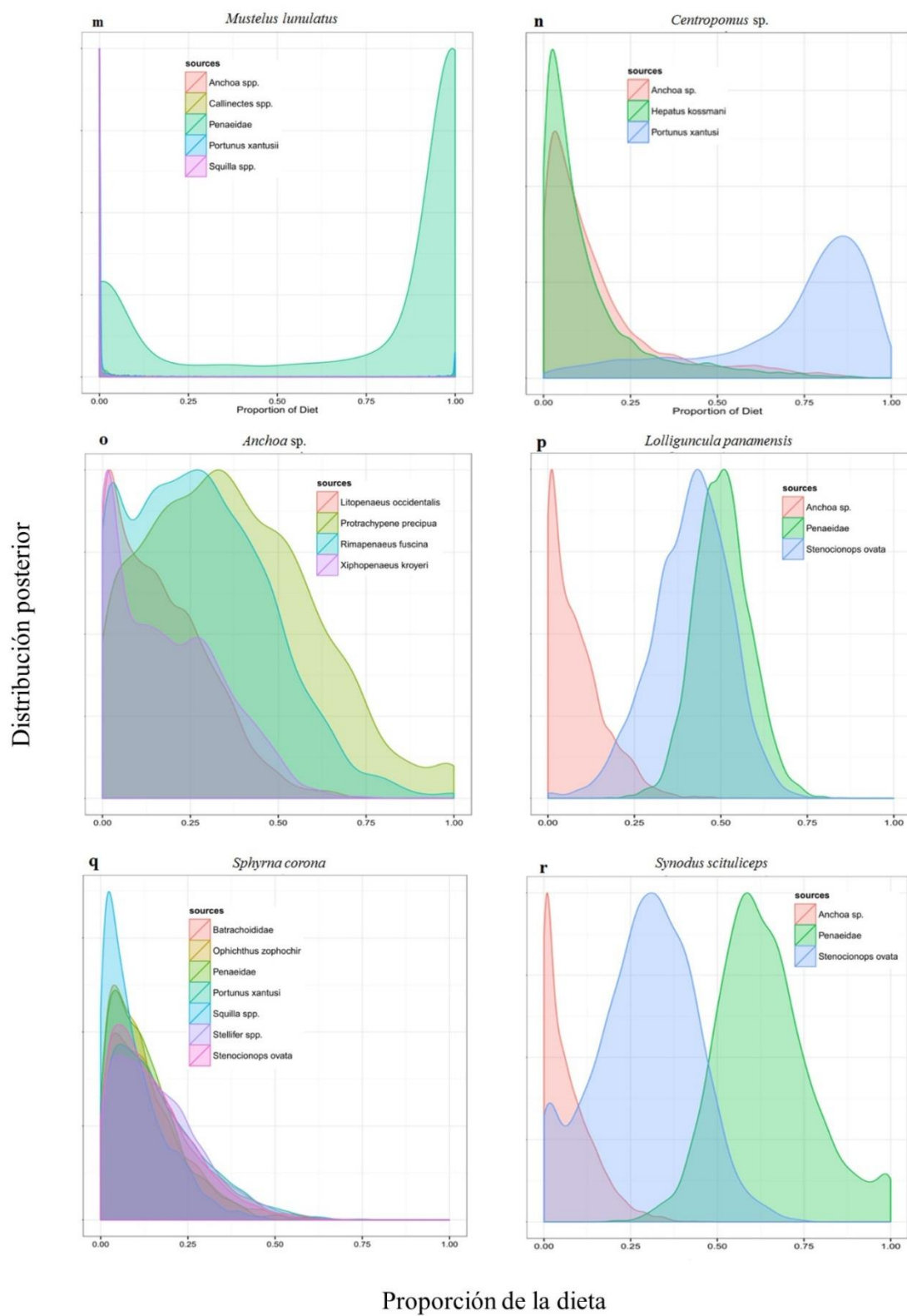


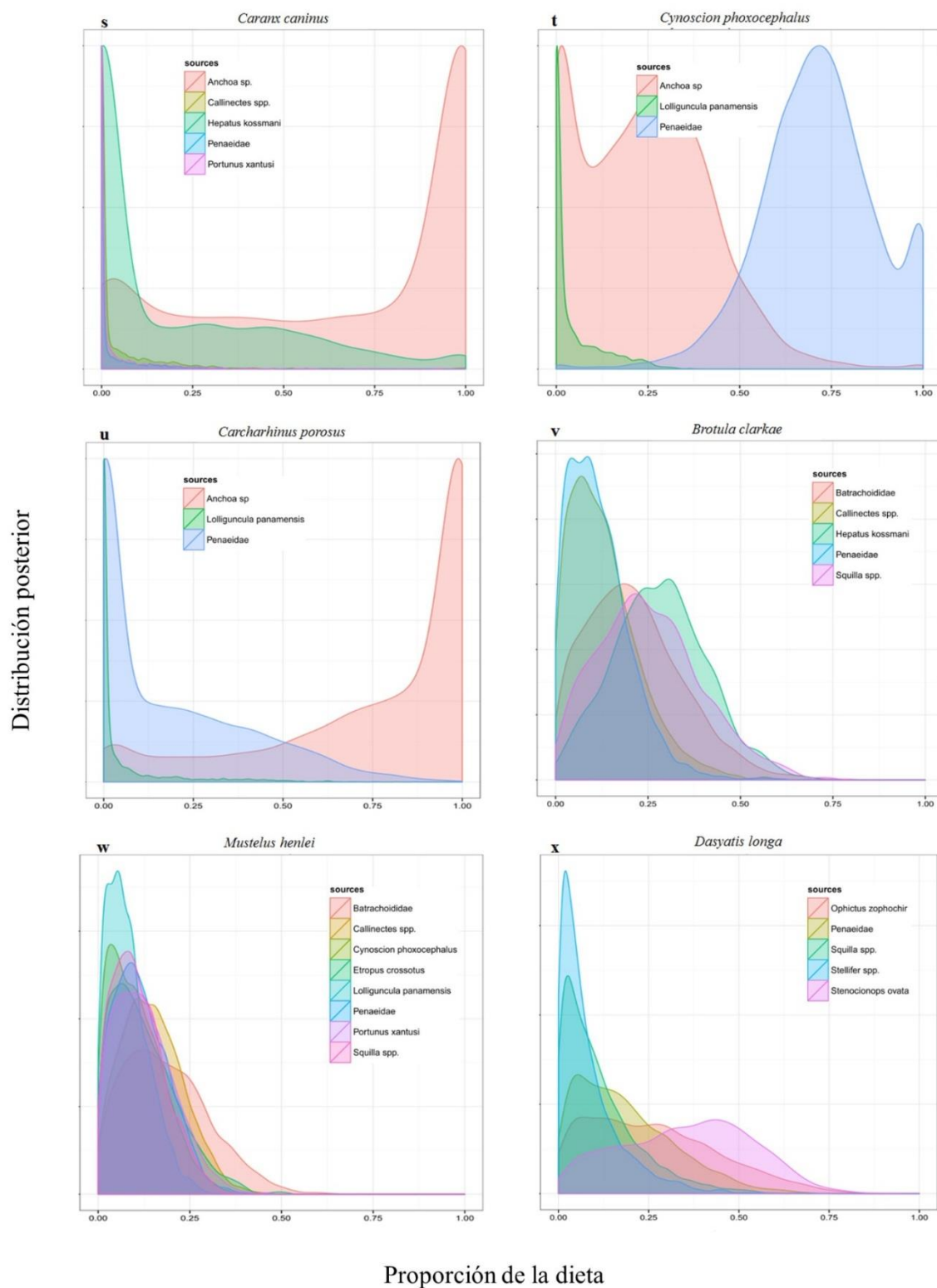
Fig. 6. Diagrama posterior del aporte de las presas a las dieta de los depredadores de la red de la zona central del Pacífico colombiano.



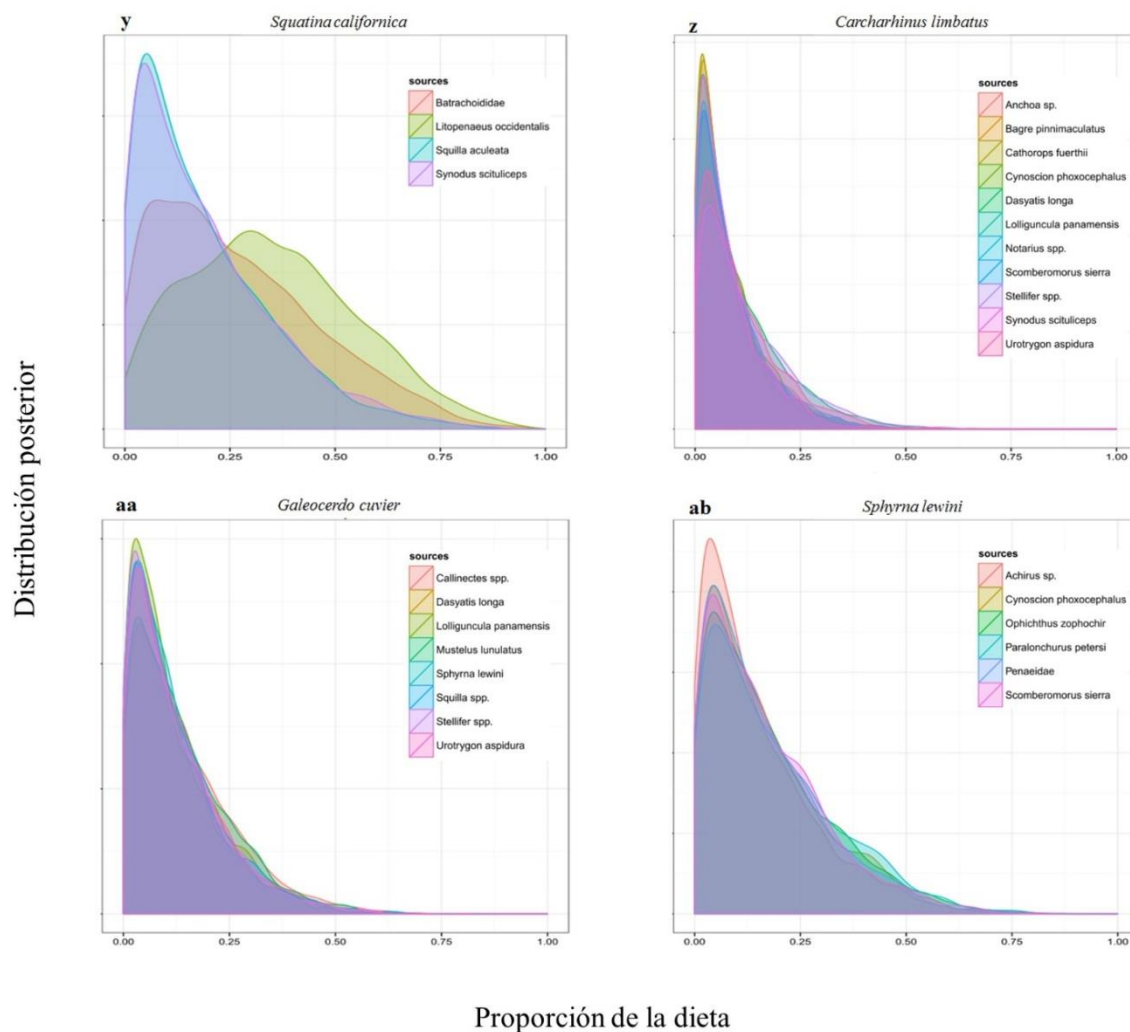
Continuación Fig. 6. Diagrama posterior del aporte de las presas a las dieta de los depredadores de la red de la zona central del Pacífico colombiano.



Continuación Fig. 6. Diagrama posterior del aporte de las presas a las dieta de los depredadores de la red de la zona central del Pacífico colombiano.



Continuación Fig. 6. Diagrama posterior del aporte de las presas a las dieta de los depredadores de la red de la zona central del Pacífico colombiano.



Continuación Fig. 6. Diagrama posterior del aporte de las presas a las dieta de los depredadores de la red de la zona central del Pacífico colombiano.

Tabla 2. Aporte de las presas (media) en porcentaje a las dietas de los diferentes depredadores que componen la red de la zona central del Pacífico colombiano. Los depredadores omnívoros son marcados en negrilla

Consumidor	Presa	Límite inferior (5%)	Media (%)	Límite superior (95%)
Carcinófagos				
<i>Callinectes toxotes</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.3	79.9	99.7
	<i>Protrachypene precipua</i>	0.0	13.7	96.6
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	0.0	5.1	15
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.0	1.3	5.4
<i>Cathorops fuerthii</i>	<i>Callinectes</i> spp.	0.0	0.4	1.5
	Penaeidae	95.5	98.5	100
	<i>Portunus xantusii</i>	0.0	1.2	2.3
<i>Hepatus kossmanni</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.0	15.1	73.4
	<i>Protrachypene precipua</i>	0.1	24.6	96.4
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	0.2	57.4	97.7
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.0	3	12.3
<i>Ophichthus zophochir</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	65.3	92.6	100
	<i>Squilla</i> spp.	0.0	1.0	5.7
	<i>Protrachypene precipua</i>	0.0	4.8	23.6
<i>Paralonchurus petersi</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	3.8	28.8	50.2
	<i>Protrachypene precipua</i>	16.0	41.7	70.1
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	2.3	23.3	44.7
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.0	6.2	12.3
<i>Selene peruviana</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.0	10.9	41
	<i>Squilla</i> spp.	2.7	45.9	77.6
	<i>Protrachypene precipua</i>	15.3	33.4	51.8
<i>Sphyrna tiburo</i>	<i>Callinectes</i> spp.	0.0	61	100
	Penaeidae	0.0	6.1	41.2
	<i>Portunus xantusii</i>	0.0	19.5	100
	<i>Squilla</i> spp.	0.0	8.3	73.5
<i>Squilla aculeata aculeata</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.0	40.7	85.1
	<i>Protrachypene precipua</i>	0.3	36.2	98.5
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	0.0	21.1	73.6
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.0	1.9	7.7
<i>Squilla mantoidea</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.0	22.5	60.4
	<i>Protrachypene precipua</i>	2.3	38.6	89.2
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	0.4	35.3	73.9
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.0	3.6	13.5
<i>Syacium ovale</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.0	20.2	68.5
	<i>Protrachypene precipua</i>	0.4	34.6	95.8
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	0.2	41.4	91.8

<i>Urotrygon aspidura</i>	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.0	3.7	15.1
	<i>Callinectes</i> spp.	0.0	58.5	100
	Penaeidae	0.0	8.5	43.1
	<i>Portunus xantusii</i>	0.0	33.0	100
Piscívoros primarios				
<i>Bagre pinnimaculatus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	0.0	4.8	24.9
	<i>Callinectes</i> spp.	0.0	11.7	77.7
	<i>Hepatus kossmanni</i>	0.0	2.6	14.3
	Penaeidae	0.0	52.4	100
	<i>Portunus xantusii</i>	0.0	28.5	100
<i>Centropomus</i> sp.	<i>Hepatus kossmanni</i>	0.5	12.8	48.4
	<i>Portunus xantusii</i>	19.1	71.5	95.5
	<i>Anchoa</i> sp.	0.6	15.6	56.8
<i>Mustelus lunulatus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	0.0	1.8	5.4
	<i>Callinectes</i> spp.	0.0	8.7	93.4
	Penaeidae	0.0	73.2	100
	<i>Portunus xantusii</i>	0.0	14.6	100
	<i>Squilla</i> spp.	0.0	1.7	5.4
	<i>Batrachoididae</i>	1.2	15.2	39.8
<i>Sphyrna corona</i>	<i>Ophichthus zophochir</i>	1.0	13.6	37
	Penaeidae	1.1	13.4	34.4
	<i>Portunus xantusii</i>	1.1	15.9	42
	<i>Squilla</i> spp.	0.5	9.8	28.7
	<i>Stellifer</i> spp.	1.3	17.2	40.8
	<i>Stenocinops ovata</i>	1.1	14.9	37.8
	<i>Anchoa</i> sp.	0.1	17.1	42.1
	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	0.1	17.1	42.1
<i>Anchoa</i> sp.	<i>Protrachypene precipua</i>	3.1	36.5	75.3
	<i>Rimapenaeus fuscina</i>	0.9	28.3	63.3
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0.1	18.1	45.8
	<i>Lolliguncula panamensis</i>	0.0	8.3	24.2
	Penaeidae	37.6	50.4	74.2
<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Stenocionops ovata</i>	21.5	41.3	58.3
	<i>Anchoa</i> sp.	0.0	7.1	21.7
	Penaeidae	43.9	63.7	90.2
	<i>Stenocionops ovata</i>	2.3	29.2	50.7
Piscívoros secundarios				
<i>Caranx caninus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	0.1	66.1	100
	<i>Callinectes</i> spp.	0.0	5.6	28
	<i>Hepatus kossmanni</i>	0.0	19.9	73
	Penaeidae	0.0	4	22.5
	<i>Portunus xantusii</i>	0.0	4.4	22.7
<i>Brotula clarkae</i>	<i>Batrachoididae</i>	2.2	21.3	45.3
	<i>Callinectes</i> spp.	1.3	13.2	32.6

	<i>Hepatus kossmanni</i>	6.4	27.9	50.0
	Penaeidae	1.2	12.1	28.5
	<i>Squilla</i> spp.	3.8	25.5	51.8
<i>Carcharhinus porosus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	4.3	75.6	100
	<i>Lolliguncula panamensis</i>	0.0	6.5	39.5
	Penaeidae	0.0	17.9	61.8
<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	0.0	24.3	53.8
	<i>Lolliguncula panamensis</i>	0.0	4.5	21.1
	Penaeidae	45.6	71.2	100
<i>Dasyatis longa</i>	<i>Ophichthus zophochir</i>	2.2	26.4	60.1
	Penaeidae	1.7	18.5	44.5
	<i>Squilla</i> spp.	0.7	10.9	30.6
	<i>Stellifer</i> spp.	0.4	8	23.6
	<i>Stenocinops ovata</i>	5.7	36.2	64.5
<i>Mustelus henlei</i>	<i>Batrachoididae</i>	2.7	18.4	39
	<i>Callinectes</i> spp.	2.3	15	30
	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	1.0	10.9	25.1
	<i>Etropus crossotus</i>	1.0	12.3	29.8
	<i>Lolliguncula panamensis</i>	0.6	7.9	18.7
	Penaeidae	1.7	11.8	25
	<i>Portunus xantusii</i>	1.1	12.8	28.3
	<i>Squilla</i> spp.	0.9	10.9	24.5
<i>Squatina californica</i>	<i>Batrachoididae</i>	2.4	26.9	64.0
	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	5.2	35.0	70.0
	<i>Squilla aculeata aculeata</i>	1.1	18.8	50.1
	<i>Synodus scituliceps</i>	1.1	19.2	53.3
Piscívoros terciarios				
<i>Carcharhinus limbatus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	0.4	8.7	24.9
	<i>Bagre pinnimaculatus</i>	0.4	8.2	23.7
	<i>Cathorops fuerthii</i>	0.5	7.9	23
	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	0.5	9	25.9
	<i>Dasyatis longa</i>	0.7	11.1	30.8
	<i>Lolliguncula panamensis</i>	0.5	7.8	22.8
	<i>Notarius</i> spp.	0.4	8.5	25.1
	<i>Scomberomorus sierra</i>	0.5	8.8	25.6
	<i>Stellifer</i> spp.	0.9	12	33.3
	<i>Synodus scituliceps</i>	0.4	7.9	24.3
	<i>Urotrygon aspidura</i>	0.6	10.2	28.1
<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Callinectes</i> spp.	0.9	13.7	36.9
	<i>Dasyatis longa</i>	0.8	12.4	34.3
	<i>Lolliguncula panamensis</i>	0.6	11.5	33.8
	<i>Mustelus lunulatus</i>	1.0	13.8	36.7
	<i>Sphyrna lewini</i>	0.7	12.3	34.2

<i>Sphyrna lewini</i>	<i>Squilla</i> spp.	0.6	11.8	32.8
	<i>Stellifer</i> spp.	0.6	12.1	33.5
	<i>Urotrygon aspidura</i>	0.8	12.4	34.1
	<i>Achirus</i> sp.	0.7	12.7	36.1
	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	0.8	14.0	39.4
	<i>Ophichthus zophochir</i>	0.9	14.8	41.3
	<i>Paralanchurus petersi</i>	1.0	14.7	39.5
	Penaeidae	0.9	14.5	39.0
	<i>Scomberomorus sierra</i>	0.8	13.6	38.8
	<i>Urotrygin aspidura</i>	1.0	15.8	42.3

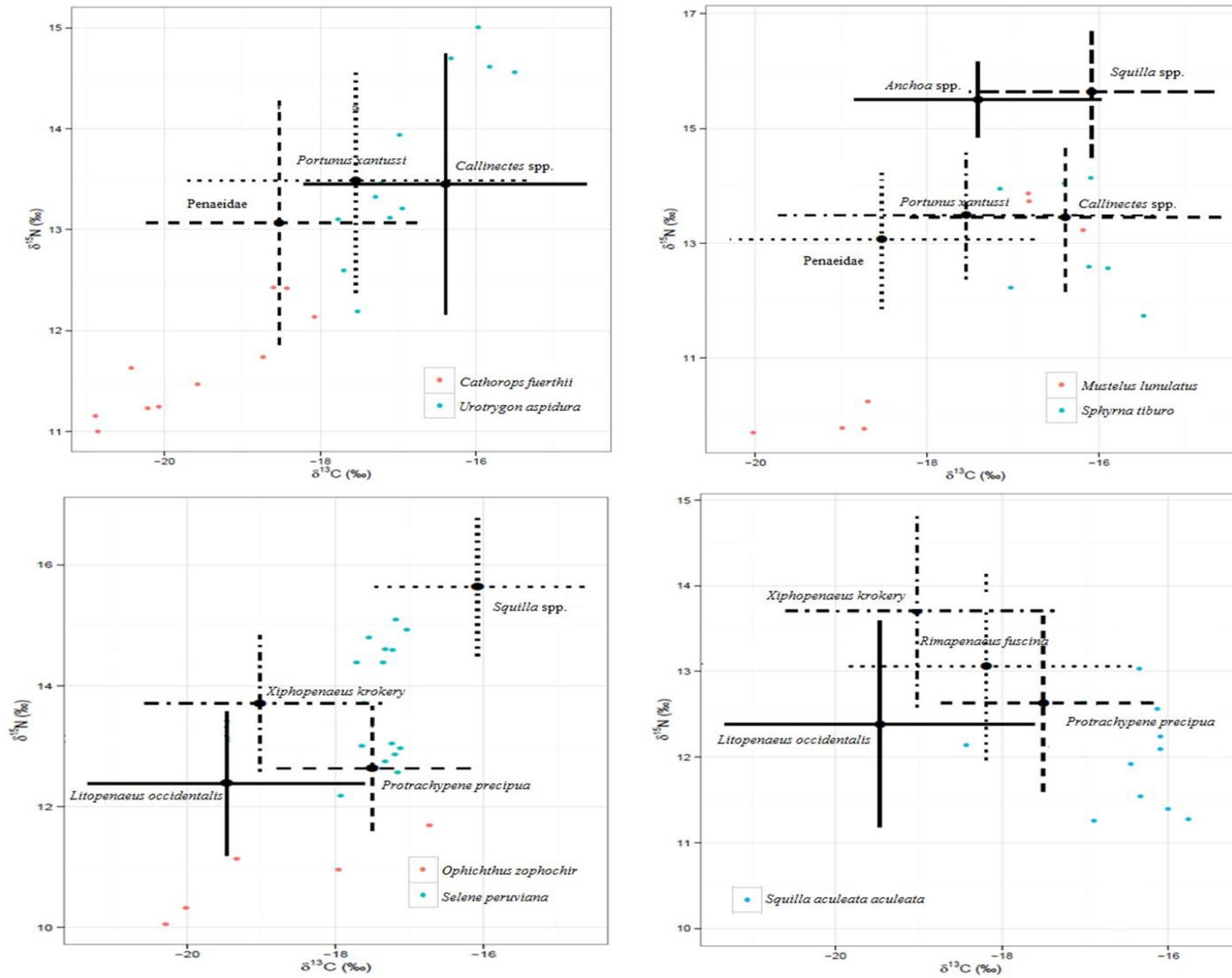


Fig. 7. Media y desviación estándar de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de las presas y valores isotópicos de los depredadores de la zona central del Pacífico colombiano.

DISCUSIÓN

A pesar de que la zona de estudio presenta una alta proliferación de manglares y una importante influencia de aguas continentales (Cantera et al. 1999, Restrepo et al. 2002, Correa & Morton 2010), el rango de la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de la red se encontró distante de los valores esperados para productividad de origen terrestre, o incluso costera (Sepulveda-Lozada et al. 2014, Abrantes et al. 2014, Viana et al. 2015), siendo consistente con lo reportado en otras redes tróficas marinas de ecosistemas costeros (Davenport & Bax 2002, Corbiser et al. 2006, Richoux et al. 2014), pero diferente a lo encontrado por Careddu et al. (2015) en el golfo de Gaeta, Italia. Nuestra señal de $\delta^{13}\text{C}$ fue más cercana a la del fitoplancton, sugiriendo un rol más importante para la productividad primaria de origen estuarino (Fry & Wainright 1991, Fogel et al. 1992, Sepulveda-Lozada et al. 2014). Sin embargo, la variabilidad encontrada en la señal de $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos bentónicos que componen esta red, puede deberse a la influencia de una segunda señal isotópica base no tan alejada de la del fitoplancton (Rooney et al. 2006, Abrantes et al. 2014, Viana et al. 2015), la cual para esta zona, hipotetizamos podría tratarse del detritus. Este patrón de diversas señales isotópicas base ha sido identificado en redes tróficas con alta influencia de aguas continentales y que se encuentran en ambientes marinos tropicales y templados (Araujo et al. 2011, Svanback et al. 2015, Viana et al. 2015). La variabilidad presente en las especies bentónicas influyó significativamente en la magnitud de la diversidad trófica y en la diversificación de nichos isotópicos de la red, valores que son considerados altos en comparación con otras redes estudiadas (Corbiser et al. 2006, 2014).

Al igual que en la mayoría de las redes tróficas marinas estudiadas (Hobson & Welch 1992, Davenport & Bax 2002, Fredriksen 2003, Botto et al. 2011, Lasalle et al. 2014), las especies de mayor tamaño presentaron los valores más enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$ mientras que las especies de menor talla, lo tuvieron en $\delta^{13}\text{C}$. Esto se encuentra relacionado con los hábitos pelágicos y

demersales de los primeros versus los hábitos bentónicos de los segundos, y sus consecuentes efectos en los tipos de presas consumidas. Así, en este estudio, las interacciones determinadas con los análisis isotópicos se correspondieron con los grupos tróficos funcionales, siendo la clasificación taxonómica poco relevante para las mismas. Esto es, dentro de un mismo grupo taxonómico se encontraron especies con un amplio rango de señales isotópicas y estrategias alimentarias.

En cuanto a los niveles tróficos, la red estudiada presentó un comportamiento acorde con la teoría ecológica, con un mayor número de especies de niveles tróficos bajos y medios, que se reducen en número hacia los niveles tróficos superiores (Hobson & Welch 1992, Davenport & Bax 2002, Corbisier et al. 2006). Sin embargo, se observaron especies con niveles de $\delta^{15}\text{N}$ inferiores a los esperados (*S. sierra*, *C. phoxocephalus*, *S. californica*, *G. cuvier*), y amplias variaciones en carbono y nitrógeno, explicadas posiblemente por la integración de múltiples canales tróficos (Rooney et al. 2006), efecto que fue identificado por Heithaus et al. (2013) en dos especies de tiburones (*Carcharhinus amboinensis* y *G. cuvier*).

En cuanto a la longitud de la cadena, el rango de nitrógeno mostró un valor similar al esperado para una cadena trófica cercana a los 5 niveles tróficos (Perkins et al. 2014, Abrantes et al. 2014), lo que sugiere una alta diversidad trófica dentro de la red, con muchas especies en numerosos niveles tróficos y una alta incidencia de depredadores. Estos resultados son similares a los encontrados en redes tróficas estuarinas (Abrantes et al. 2013), pero muestran una red más corta con respecto a las de ambientes polares (Hobson & Welch 1992, Iken et al. 2010). Sin embargo, estos resultados podrían cambiar al incorporar los productores primarios (señal base), ya que no solo podrían afectarse las longitudes de la cadena sino también la distribución de especies dentro de los niveles tróficos. Efectos de este tipo han sido documentados en redes tróficas árticas (Iken et al. 2010).

De igual forma, y con un efecto aún menos conocido, Middelburg (2014) sugiere que en ambientes donde las cadenas tróficas planta-herbívoro-depredador y la cadena detritus-bacterias-consumidores metazoarios interactúan, se podrían presentar cambios en la identificación de los niveles tróficos ya que las bacterias asimilan nitrógeno disuelto del sustrato con consecuencias para la señal de $\delta^{15}\text{N}$ (Caraco et al. 1997, Hashimoto et al. 2013). Para la zona de estudio, la dualidad de estos caminos tróficos, los cuales son parte de un continuo de posibles interacciones en redes tróficas (Legendre & Rassoulzadegan 1995, Hashimoto et al. 2013), aún no ha sido determinada. La alta diversidad trófica isotópica de la red se corresponde con la complejidad topológica reportada por Navia et al. (2010, 2012) para la zona de estudio.

Los altos valores del AEEc, la cercanía entre los componentes de la red (NND y DC) y la redundancia de los mismos (SDNND), demostraron un alto nivel de sobreposición en los nichos isotópicos de las especies (Layman et al. 2007, Jackson et al. 2011, Abrantes et al. 2013, Jackson & Britton 2013). Esta sobreposición trófica, y por tanto la alta redundancia alimentaria de las especies de la red, se corresponde con lo encontrado en diversos estudios de contenidos estomacales en la zona de estudio (Navia et al. 2007, 2012, Navia 2013). Estos resultados soportan la hipótesis que la red trófica de la zona de estudio podría ser resistente a la pérdida aleatoria de especies pero sensible a la pérdida de las especies de menor redundancia, sea esta topológica o isotópica. Esta propuesta de que los ecosistemas con funciones tróficas redundantes son menos dependientes de una o pocas especies para mantener sus patrones estructurales, teniendo mayor resiliencia ante perturbaciones, ha sido ampliamente discutida (Solé & Montoya, 2001; Montoya et al., 2001; Montoya & Solé, 2002; Dunne et al., 2002b, 2004; Bascompte et al., 2005).

Si bien la omnivoría fue considerada escasa en un principio (Cohen 1977), las redes tróficas analizadas se basaban en sistemas terrestres y lagunares, los cuales se caracterizan por niveles tróficos relativamente definidos, pero cuya aplicación es cuestionable en redes tróficas marinas

(Link 2002). Recientes estudios demuestran su presencia en mayor cantidad de lo esperado (Thompson et al. 2007), sugiriendo que altos niveles de omnivoría y conectividad son característicos de ecosistemas bénticos marinos (Cousins 1987, France et al 1998, Shurin et al. 2006, Post & Takimoto 2007). La red estudiada mostró altos niveles de omnivoría, explicada, en la mayoría de los casos por la variación en los ítems alimentarios de los individuos dentro de la población (generalísimo individual). Sin embargo, algunas de las especies que presentan un nicho isotópico estrecho pueden ser también ejemplos de omnivoría, la cual se basaría en un generalísimo poblacional, es decir, cada individuo ingiere una amplia variedad de presas, pero no existe una clara diferencia en el porcentaje de consumo de las mismas (Van Valen 1965, Grant et al. 1976, Bearhop et al. 2004, Lasalle et al. 2013). Este comportamiento alimentario también podría estar siendo favorecido en la red si el detritus del que se alimentan los filtradores se origina en distintos niveles tróficos (Botto et al. 2011, Sepulveda-Lozada et al 2014).

La omnivoría ha sido considerada importante en el mantenimiento de la estructura y robustez de las redes tróficas (Bascompte *et al.* 2005), pero a su vez, sensible a las presiones pesqueras, las cuales pueden reducir el porcentaje de omnivoría en una red (Frank et al. 2005, Morissette et al. 2009). Siendo que la zona de estudio se encuentra bajo fuertes presiones pesqueras, es importante evaluar los niveles actuales de omnivoría y sobre todo, determinar el comportamiento de la misma en el tiempo ya que la continua presión de esta actividad podría estar modificando los patrones topológicos que describen a esta red como redundante, altamente conectada y resistente a la pérdida aleatoria de especies (Navia et al. 2012). Cabe resaltar que las especies identificadas en este estudio como de mayor nivel trófico y menor redundancia trófica han sido drásticamente disminuidas en el tiempo y aun no se conocen los efectos que dichos cambios puedan estar ejerciendo en las dinámicas propias de la red.

REFERENCIAS

- Carlisle AB, Goldman KJ, Litvin SY, Madigan DJ and others (2015) Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark. *Proc R Soc B*: DOI: 10.1098/rspb.2014.1446
- Abrantes KG, Barnett A, Marwick TR, Bouillon S (2013) Importance of terrestrial subsidies for estuarine food webs in contrasting east African catchments. *Ecosphere* 4:14
- Abrantes KG, Barnett A, Bouillon S (2014). Stable isotope-based community metrics as a tool to identify patterns in food web structure in east African estuaries. *Func Ecol* 28: 270 – 282
- Agudelo E, Ajiaco RE, Álvarez LE, Barreto CG and others (2011) Protocolo de captura de información pesquera, biológica y socio-económica en Colombia. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural - Dirección de Pesca y Acuicultura - Subgerencia de Pesca y Acuicultura INCODER - Conservación Internacional
- Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecol Lett* 14:948 - 958
- Bascompte J, Melián CJ, Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc Natl Acad Sci U S A* 15: 5443 – 5447
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73: 1007–1012
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyca JA, Yang LH and others (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161: 1-28
- Botto F, Gaitan E, Mianzan H, Acha M and others (2011) Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: an evaluation using stable isotopes. *Estuar Coast Shelf S* 92: 70–

- Caicedo JA, Zapata LA, Navia AF, Mejía-Falla PA et al (2009) Peces marinos migratorios en Colombia. In: Plan Nacional de las especies migratorias. Diagnostico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia. MAVDT, WWF 214 p
- Cantera Kintz JR, Thomassin BA, Arnaud PM (1999) Faunal zonation and assemblages in the Pacific Colombian mangroves. *Hydrobiologia* 413:17–33
- Caut S, Angulo E, Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J Appl Ecol* 46: 443–453
- Caraco NF, Cole JJ, Raymond PA, Strayer DL and others (1997) Zebra mussel invasion in a large, turbid river: Phytoplankton response to increased grazing. *Ecology* 78: 588–602
- Careddu G, Costantini ML, Calizza E, Carlino P and others (2015) Effects of terrestrial input on macrobenthic food webs of coastal sea are detected by stable isotope analysis in Gaeta Gulf. *Estuar Coast Shelf Sci* 154: 158–168
- Coll M, Libralato S (2012) Contributions of food-web modelling for an Ecosystem Approach of Marine Resource Management in the Mediterranean Sea. *Fish Fish* 13: 60–88
- Corbisier TN, Soares LSH, Petti MA V, Muto EY and others (2006) Use of isotopic signatures to assess the food web in a tropical shallow marine ecosystem of Southeastern Brazil. *Aquat Ecol* 40:381–390
- Corbisier TN, Petti MA V, Soares LSH, Muto EY and others (2014) Trophic structure of benthic communities in the Cabo Frio upwelling system (southeastern Brazilian shelf): a temporal study using stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 512:23–38
- Cornwell WK, Schiwilk DW, Ackerly DD (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex-hull volume. *Ecology* 87:1465–1471

- Correa ID, Morton RA (2010) Caribbean Coast of Colombia. In: Bird E (ed) Encyclopedia of the World's Coastal Landforms, Springer Science Bussiness Media BV, Melbourne, Australia, p 259-263
- Cousins S (1987) The decline of the trophic level concept. Trends Ecol Evol 2: 312–316
- Cruz-Escalona VH, Morales-Zárate MV, Navia AF, Rguez-Baron JM, Monte-Luna P (2013) Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur, México. Lat Am J Aquat Res 41: 519-44
- Dale JJ, Wallsgrove NJ, Popp BN, Holland KN (2011) Feeding ecology and nursery habitat use of a benthic stingray determined from stomach content, bulk and amino acid stable isotope analysis. Mar Ecol Prog Ser 433: 221–236
- Dambacher JM, Young JW, Olson RJ, Allain V and others (2010) Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. Prog Oceanogr 86: 152-165
- Davenport SR, Bax NJ (2002) A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. Can J Fish Aquat Sci 59:514–530
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. Ecol Lett 5: 558-567
- Dunne JA, Williams RJ, Martínez ND (2004) Network structure and robustness of marine food webs. Mar Ecol Prog Ser 273: 291-302
- Espinoza M, Clarke TM, Villalobos-Rojas F, Wehrtmann IS (2012) Ontogenetic dietary shifts and feeding ecology of the rasptail skate *Raja velezi* and the brown smoothhound shark *Mustelus henlei* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. J Fish Biol 81: 1578-1595
- Fogel ML, Cifuentes LA, Velinsky DJ, Sharp JH (1992) Relationship of carbon availability in estuarine phytoplankton to isotopic composition. Mar Ecol Prog Set 82: 291-300

- France R, Chandler M, Peters R (1998) Mapping trophic continua of benthic food webs: body size $\delta^{15}\text{N}$ relationships. *Mar Ecol Prog Ser* 174:301–306
- Frank KT, Petrie B, Choi JS, Leggett WC (2005) Trophic cascades in a formerly cod dominated ecosystem. *Science* 308: 1621-1623
- Fredriksen S (2003) Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. *Mar Ecol Ser* 260:71–81
- Fry B, Sherr EB (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib Mar Sci* 27:13–47
- Fry B, Wainright SC (1991) Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Mar Ecol Prog Ser* 76: 149-157
- Grant PR, Grant BR, Smith JN, Abbott IJ, Abbott LK (1976). Darwin's finches: population variation and natural selection. *Proc Natl Acad Sci U S A* 73: 257–261
- Heithaus MR, Vaudo JJ, Kreicker S, Layman CA and other (2013) Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 481:225–237
- Hobson KA, Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 84: 9–18
- Hussey NE, Brush J, McCarthy ID, Fisk AT (2010) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet-tissue discrimination factors for large sharks under semicontrolled conditions. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A Molecular & Integrative Physiology* 155: 445–453.
- Hussey NE, Dudley SFJ, McCarthy ID, Cliff G, Fisk AT (2011) Stable isotope profiles of large marine predators: viable indicators of trophic position, diet, and movement in sharks? *Can J Fish Aquat Sci* 68:2029–2045

- Hussey NE, Macneil MA, Mcmeans BC, Olin JA and others (2014) Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol Lett* 17:239–250
- Iken K, Bluhm B, Duton K (2010) Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea. *Deep-Sea Res II* DOI: 10.1016/j.dsr2.2009.08.007
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80: 595–602
- Jackson MC, Donohue I, Jackson AL, Britton JR and others (2012) Population-Level Metrics of Trophic Structure Based on Stable Isotopes and Their Application to Invasion Ecology. *PLoS ONE* 7(2): e31757
- Jackson MC, Britton JR (2013) Variation in the trophic overlap of invasive *Pseudorasbora parva* and sympatric cyprinid fishes. *Ecol Freshw Fish* 22:654–657
- Jordán F, Liu W, Davis AJ (2006) Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535-546
- Hashimoto K, Matsuda M, Inoue D, Ike M (2013) Bacterial community dynamics in a full-scale municipal wastewater treatment plant employing conventional activated sludge process. *J Biosci Bioeng* DOI: 10.1016/j.jbiosc.2013.12.008
- Lassalle G, Chouvelon T, Bustamante P, Niquil N (2014) An assessment of the trophic structure of the Bay of Biscay continental shelf food web: Comparing estimates derived from an ecosystem model and isotopic data. *Prog Oceanogr* 120:205–215
- Lassalle G, Chouvelon T, Bustamante P, Niquil N (2014) An assessment of the trophic structure of the Bay of Biscay continental shelf food web: Comparing estimates derived from an ecosystem model and isotopic data. *Prog Oceanogr* 120:205–215
- Layman CA, Arrington DA, Montaña CG, Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42–48.

- Layman CA, Araújo MS, Boucek R, Harrison E and others (2012) Applying stable isotopes to examine food web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev Camb Philos Soc* 87: 545–562
- Legendre L, Rassoulzadegan F (1995) Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia* 41: 153-172
- Link J (2002) Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar Ecol Prog Ser* 230: 1–9
- López-García J, Navia AF, Mejía-Falla PA, Rubio EA (2012) Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. *J Fish Biol* 80: 1563-1579
- Mejía-Falla PA, Navia AF, Puentes V (2011) Guía para la identificación de especies de tiburones, rayas y quimeras de Colombia. Bogotá, D.C.: Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible; Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina – CORALINA; Gobernación de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Fundación SQUALUS 338 p
- Middelburg JJ (2014) Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences* 11: 2357-2371
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48: 1135–1140
- Montoya JM, Solé R, Rodríguez MA (2001) La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 10: 1-14
- Montoya JM, Solé RV (2002) Small world patterns in food webs. *J Theor Biol* 214: 405-412
- Morissette L, Castonguay M, Savenkoff C, Swain DP and others (2009). Contrasting changes between the northern and southern Gulf of St. Lawrence ecosystems associated with the collapse of groundfish stocks. *Deep Sea Research II* DOI:10.1016/j.dsr2.2008.11.023

- Navia AF, Mejía-Falla PA, Giraldo A (2007) Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology* 7: 8
- Navia AF, Cortés E, Mejía-Falla PA (2010) Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: a food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecol Mod* 221: 2918-2926
- Navia AF, Cortés E, Jordán F, Cruz-Escalona V, Mejía-Falla PA (2012) Changes to marine trophic networks caused by fishing. In: Mahamane A (ed) *Diversity of Ecosystems*. Intech, Croatia, p 417-452
- Navia AF (2013) Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del pacífico colombiano. PhD Thesis, CicimarIPN, La Paz, México
- Olive PJW, Pinnegar JK, Polunin NVC, Richards G, Welch R (2003) Istone trophic-step fractionation: a dynamic equilibrium model. *J Anim Ecol* 72: 608 – 617
- Parnell A, Jackson AL (2013) Siar: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.2. <http://CRAN.R-project.org/package=siar>
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2008) SIAR: Stable isotope analysis in R
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS One* 5: 1-5
- Perkins MJ, McDonald RA, van Veen FJF, Kelly SD, Rees G and others (2014) Application of Nitrogen and Carbon Stable Isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to Quantify Food Chain Length and Trophic Structure. *PLoS ONE* 9(3): e93281.
- Peterson BJ, Howarth RW, Garritt RH (1985) Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227: 1361-1363
- Pineda FH (1995) Biología del camarón de aguas someras *Penaeus occidentalis*, *P. stylirostris*, y *P. vannamei*, en la Costa Pacífica colombiana. Documento Técnico del INPA, Buenaventura

- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- Post DM (2003) Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts of largemouth bass. *Ecology* 84: 1298-1310
- Post DM, Takimoto G (2007) Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos* 116: 775–782
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G and others (2007) Getting to the fat of the matter: Models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152:179–189
- Poveda IC, Rojas C, Rudas A, Rangel JO (2004) El Chocó biogeográfico: ambiente físico. In: Rangel OJ (ed) Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. 1-22 p
- Quevedo M, Svanbäck R, Eklöv P (2009) Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90:2263–2274
- Quillfeldt P, McGill RAR, Furness RW (2005) Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson’s storm-petrel. *MEPS* 295: 295-304
- R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Restrepo JD, Kjerfve B, Correa ID, González J (2002) Morphodynamics of high discharge tropical delta, San Juan River, Pacific coast of Colombia. *Mar Geol* 192: 355-381
- Richoux NB, Vermeulen I, Froneman PW (2014) Stable isotope ratios indicate differential omnivory among syntopic rocky shore suspension-feeders. *Mar Biol* 161:971–984
- Rooney N, McCann KS (2012) Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends Ecol Evol* 27: 40–46.

- Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC (2006) Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442:265–269
- Schmidt SN, Olden JD, Solomon CT, Vander MJ (2014) Quantitative Approaches to the Analysis of Stable Isotope Food Web Data. *Ecology* 88:2793–2802
- Sepúlveda-Lozada A, Mendoza-Carranza M, Wolff M, Saint-Paul U, Ponce-Mendoza A (2014) Differences in food web structure of mangroves and freshwater marshes: evidence from stable isotope studies in the Southern Gulf of Mexico. *Wetl Ecol Manag*: DOI 10.1007/s11273-014-9382-2
- Shurin JB, Gruner DS, Hillebrand H (2006) All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc R Soc B Biol Sci* 273: 1–9
- Solé R, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological network. *Proc R Soc Lond B* 268: 2039-2045
- Srivastava DS, Bell T (2009) Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. *Ecol Lett* 12: 1016–1028
- Stock BC, Semmens BX (2013). *MixSIAR GUI User Manual*, version 1.0
- Svanbäck R, Quevedo M, Olsson J, Eklöv P (2015) Individuals in food webs : the relationships between trophic position , omnivory and among - individual diet variation. *Oecologia* DOI: 10.1007/s00442-014-3203-4
- Tecchio S, Coll M, Christensen V, Company JB and others (2013) Food web structure and vulnerability of a deep-sea ecosystem in the NW Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research I* 75: 1-15
- Thompson RM, Townsend CR (2005) Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos* 108: 137–148

- Thompson RM, Hemberg M, Starzomski BM, Shurin JB (2007) Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology* 88: 612–17
- Thompson RM, Brose U, Dunne JA, Hall RO Jr and others (2012) Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol Evol* 27: 689–697
- Van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *Am Nat* 99: 377–390
- Vander-Zanden MJ, Vadeboncoeur Y (2002) Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161
- Viana IG, Valiela I, Martinetto P, Monteiro Pierce R, Fox SE (2015) Isotopic studies in Pacific Panama mangrove estuaries reveal lack of effect of watershed deforestation on food webs. *Mar Environ Res* 103:95–102
- Zapata LA, Rodríguez G, Beltrán B, Gómez G and others (1999) Evaluación de recursos demersales por el método de área de barrida en el Pacífico colombiano. *Boletín científico del INPA* 6:177 – 226
- Zapata LA, Usma JS (2013) Guía delas especies Migratorias de la Biodiversidad en Colombia. Peces, Vol 2. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible / WWF-Colombia. Bogotá DC 486 p

ANEXOS

Tabla S1. Valores de sobreposición entre las áreas de las elipses corregidas de las especies que componen los grupos funcionales tróficos de la zona central del Pacífico colombiano.

Especie- Grupo funcional trófico	Sobreposición (%)
Zooplancívoros	
<i>Paralonchurus dumerilli</i> vs <i>Paralonchurus goodei</i>	71.59
<i>Notarius</i> sp. vs <i>Parapsettus panamensis</i>	9.37
<i>Notarius</i> sp. vs <i>Stellifer ericymba</i>	5.84
<i>Nebris occidentalis</i> vs <i>Notarius</i> sp.	5.62
<i>Larimus argenteus</i> vs <i>Notarius</i> sp.	5.37
<i>Stellifer oscitans</i> vs <i>Stellifer ericymba</i>	2.80
<i>Larimus argenteus</i> vs <i>Nebris occidentalis</i>	1.69
<i>Larimus argenteus</i> vs <i>Stellifer oscitans</i>	1.40
<i>Nebris occidentalis</i> vs <i>Parapsettus panamensis</i>	0.70
<i>Nebris occidentalis</i> vs <i>Stellifer oscitans</i>	0.26
Detritívoros	
<i>Portunus xantusii</i> vs <i>Rimapenaeus fuscina</i>	99.05
<i>Litopenaeus occidentalis</i> vs <i>Rimapenaeus fuscina</i>	66.95
<i>Callinectes arcuatus</i> vs <i>Melongena patula</i>	60
<i>Litopenaeus occidentalis</i> vs <i>Portunus xantusii</i>	20.20
<i>Callinectes arcuatus</i> vs <i>Portunus xantusii</i>	11.40
<i>Protrachypene precipua</i> vs <i>Rimapenaeus fuscina</i>	1.82
Zoobentívoros	
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i> vs <i>Symphurus elongatus</i>	100
<i>Achirus scutum</i> vs <i>Narcine leoparda</i>	98.63

<i>Achirus</i> sp. vs <i>Symphurus elongatus</i>	74.93
<i>Achirus scutum</i> vs <i>Etropus crossotus</i>	61.41
<i>Etropus crossotus</i> vs <i>Narcine entemedor</i>	55.53
<i>Narcine entemedor</i> vs <i>Symphurus elongatus</i>	50
<i>Narcine entemedor</i> vs <i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	44.64
<i>Achirus scutum</i> vs <i>Narcine entemedor</i>	25.86
<i>Achirus scutum</i> vs <i>Stenocionops ovata</i>	21.62
<i>Etropus crossotus</i> vs <i>Stenocionops ovata</i>	4.96

Carcinófagos

<i>Sphyrna tiburo</i> vs <i>Hepatus kossmanni</i>	79.53
<i>Sphyrna tiburo</i> vs <i>Syacium ovale</i>	57.44
<i>Porichthys margaritatus</i> vs <i>Urotrygon aspidura</i>	51.84
<i>Batrachoides pacifici</i> vs <i>Squilla aculeata aculeata</i>	50.41
<i>Sphyrna tiburo</i> vs <i>Squilla mantoidea</i>	37.92
<i>Hepatus kossmanni</i> vs <i>Syacium ovale</i>	37.25
<i>Sphyrna tiburo</i> vs <i>Urotrygon aspidura</i>	36.92
<i>Squilla aculeata aculeata</i> vs <i>Sphyrna tiburo</i>	36.21
<i>Urotrygon aspidura</i> vs <i>Squilla mantoidea</i>	32.07
<i>Porichthys margaritatus</i> vs <i>Selene peruviana</i>	30.91
<i>Paralonchurus petersi</i> vs <i>Porichthys margaritatus</i>	30.31
<i>Selene peruviana</i> vs <i>Urotrygon aspidura</i>	24.62
<i>Squilla mantoidea</i> vs <i>Squilla aculeata aculeata</i>	18.16
<i>Squilla aculeata aculeata</i> vs <i>Syacium ovale</i>	15.53
<i>Sphyrna tiburo</i> vs <i>Porichthys margaritatus</i>	11.26
<i>Batrachoides pacifici</i> vs <i>Ophichthus zophochir</i>	8.21

<i>Hepatus kossmanni</i> vs <i>Squilla mantoidea</i>	7.32
<i>Callinectes toxotes</i> vs <i>Ophichthus zophochir</i>	0.17
Piscívoros primarios	
<i>Lolliguncula panamensis</i> vs <i>Scomberomorus sierra</i>	85.65
<i>Scomberomorus sierra</i> vs <i>Mustelus lunulatus</i>	78.25
<i>Anchoa</i> sp. vs <i>Scomberomorus sierra</i>	69.27
<i>Centropomus</i> sp. vs <i>Anchoa</i> sp.	43.50
<i>Sphyrna corona</i> vs <i>Scomberomorus sierra</i>	33.03
<i>Sphyrna corona</i> vs <i>Lolliguncula panamensis</i>	21.70
<i>Synodus scituliceps</i> vs <i>Scomberomorus sierra</i>	20.31
<i>Mustelus lunulatus</i> vs <i>Synodus scituliceps</i>	19.55
<i>Synodus scituliceps</i> vs <i>Centropomus</i> sp.	15.49
<i>Anchoa</i> sp. vs <i>Bagre pinnimaculatus</i>	13.63
Piscívoros secundarios	
<i>Caranx caninus</i> vs <i>Brotula clarkae</i>	60.73
<i>Dasyatis longa</i> vs <i>Cynoscion phoxocephalus</i>	40.71
<i>Mustelus henlei</i> vs <i>Cynoscion phoxocephalus</i>	34.38
<i>Squatina californica</i> vs <i>Cynoscion phoxocephalus</i>	32.05
<i>Carcharhinus porosus</i> vs <i>Dasyatis longa</i>	7.26
Piscívoros terciarios	
<i>Galeocerdo cuvier</i> vs <i>Sphyrna lewini</i>	99
<i>Carcharhinus limbatus</i> vs <i>Galeocerdo cuvier</i>	45.43
<i>Carcharhinus limbatus</i> vs <i>Sphyrna lewini</i>	32.13

IV. DISCUSIÓN GENERAL

Los estudios acerca de la topología de las redes tróficas con el fin de entender las características que les confieren resistencia a las perturbaciones externas, principalmente intervención humana, han sido ampliamente utilizados en los últimos años (Dunne et al 2002a, b, 2004, Gaichas & Francis 2008, Coll et al 2008a, 2011, de Santana et al 2013, Digel et al 2014).

Dentro de estos estudios se ha evaluado como algunas de las características medidas en dichas redes confieren resistencia o no a diferentes presiones y si la alteración de algunas de ellas lleva a extinciones o fragmentaciones importantes dentro de las redes. Como complementos a la topología de las redes se han desarrollado estudios acerca de cómo el número de especies, la conectancia, la agregación de dichas especies en grupos funcionales, la proporción depredador:presa y especies tope:basales, el porcentaje de omnivoría, entre otros, actúan sobre la dispersión de los efectos directos e indirectos dentro de las redes (Bascompte et al 2005, Estrada et al 2007, Thompson et al 2007, Baiser et al 2010, Dambacher et al 2010, Navia et al 2012, Bellingeri et al 2013).

Los resultados de esta investigación sugieren que la red trófica estudiada se ajusta al comportamiento estructural de redes complejas, presentando una gran riqueza de especies, un alto grado de interacciones por especie, un nivel de conectancia medio acompañado por una distribución del grado del nodo tipo ley de potencia y alto porcentaje de omnivoría. De igual forma, existe una alta diversidad de nichos tróficos, por tanto, alta sobreposición y redundancia trófica dentro de la red, tanto desde el punto de vista topológico como isotópico.

En este sentido, estos resultados son altamente significativos ya que Navia (2013) identifico, con una aproximación topológica, que la estructura de esta red trófica es altamente sensible a la pérdida de la especie con menor redundancia topológica. Sin embargo, las especies identificadas por dicho autor como de menor o baja redundancia topológica, presentan redundancia

de nicho isotópico. Sin embargo, los nichos isotópicos de estos depredadores tope son diferentes de la mayoría de las demás especies analizadas, confirmado que esta función ecológica es la que presenta menor redundancia en la red.

Todas estas características, sumadas a los resultados de análisis de mesoescala de esta misma red (Navia et al., 2010, 2012), sugieren que precisamente esta estructura compleja, la habría permitido mantener su estado organizacional, o al menos amortiguar el cambio de estado o de régimen (Scheffer *et al.* 2001) que suelen acompañar a las redes tróficas que han estado bajo intensa explotación pesquera por largo tiempo y en donde las pesquerías han colapsado como resultado de esta sobreexplotación. Un claro ejemplo de esta resistencia es que aún no se registran alteraciones en las proporciones entre depredadores y presas, o simplificaciones de la red, quizás uno de los primeros y más frecuentes efectos de la pesca sobre las redes tróficas marinas (Savenkoff *et al.* 2007a,b , Barausse *et al.* 2009, Coll *et al.* 2008a,b, 2009a,b , Lotze *et al.* 2011, Navia et al., 2012).

Precisamente, características como el alto número de especies intermedias, las cuales participan activamente en la dispersión de los efectos tróficos directos e indirectos, y por tanto regulan la estructura vertical de la red, ha sido propuesta como un mecanismo de amortiguación de la propagación de efectos como la cascada trófica (Brunno y O'Connor 2005, O'Connor et al 2013). Sin embargo, y al no contar con información de una red trófica más antigua de esta zona de estudio, la cual pudiera considerarse en estado inicial, es poco probable determinar si esta red se encuentra estable o en proceso de un cambio de estado (Scheffer *et al.* 2001, Scheffer y Carpenter 2003).

Si bien estos resultados dan un panorama bastante bueno de la estructura y función de la red trófica estudiada, e incluso son insumos adecuados para potenciales medidas de manejo pesquero enmarcadas en el principio de precaución de la FAO, la alta riqueza de la zona, que se traduce en una gran complejidad de interacciones, demanda la incorporación de una mayor cantidad de

información para obtener resultados más precisos y con un mayor poder de predicción. Por ello, sería importante, además de obtener mayor información dietaria e isotópica, profundizar en estudios sobre las tasas de enriquecimiento e incorporar isótopos que permitan rastrear las rutas de materia orgánica, determinar el origen de la señal y la conectividad entre ambientes.

V. BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Abrantes, K., Barnett, A., Marwick, T. and Bouillon, S. (2013), “Importance of terrestrial subsidies for estuarine food webs in contrasting East African catchments”, *Ecosphere*, Vol. 4 No. 1, pp. 1–33.
- Abrantes, K.G., Barnett, A. and Bouillon, S. (2014), “Stable isotope-based community metrics as a tool to identify patterns in food web structure in east African estuaries”, *Functional Ecology*, Vol. 28 No. 1, pp. 270–282.
- Agudelo, E., Ajiaco, R.E., Álvarez, L.E., Barreto, C.G., Borda, C.A., Bustamante, C.C., Caldas, J.P., De la Hoz, J., Diazgranados, M.C., Melo, G., Perucho, E., Puentes, V., Ramírez, A., Rueda, M., Salinas, J.C. and Zapata L.A. (2011), Protocolo de captura de información pesquera, biológica y socio-económica en Colombia. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural - Dirección de Pesca y Acuicultura - Subgerencia de Pesca y Acuicultura INCODER - Conservación Internacional.
- Albert, R. and Barabási, A.L. (2002), “Statistical mechanics of complex networks”, *Reviews of Modern Physics*. Vol. 74 No. 1, pp. 47.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I. and Layman, C. A. (2011), “The ecological causes of individual specialisation”, *Ecology Letters*, Vol. 14 No. 9, pp. 948–958.
- Arnold, S.J. (1972), “Species Densities of Predators and Their Prey”, *The American Naturalist*. Vol. 106 No. 948, pp. 220 – 236.

- Baiser, B., Russell, G. J., and Lockwood, J. L. (2010), "Connectance determines invasion success via trophic interactions in model food webs", *Oikos*, Vol. 119 No.12, pp. 1970 – 1976.
- Barausse, A., Duci, A., Mazzoldi, C., Artioli, Y. and Palmeri, L. (2009), “Trophic network model of the Northern Adriatic Sea: Analysis of an exploited and eutrophic ecosystem”, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 83 No. 4, pp. 577–590.
- Bascompte, J., Melián, C.J., Sala, E. and Paine, R.T. (2005), “Interaction Strength Combinations and the Overfishing of a Marine Food Web”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 102 No. 15, pp. 5443–5447.
- Bascompte, J., Jordano, P. and Olesen, J.M. (2006), "Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance", *Science*, Vol. 312 No. 5772, pp. 431–433.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. and Macleod, H. (2004), “Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis”, *Journal of Animal Ecology*, Vol 73 No. 5, pp. 1007 – 1012.
- Begon, M., Townsend, C.R. and Harper, J.L. (2006), *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bellingeri, M. and Bodini, A. (2013), "Threshold extinction in food webs", *Theoretical Ecology*, Vol. 6 No. 2, pp. 143 – 152.
- Binzer, A., Brose, U., Curtsdotter, A., Eklöf, A., Rall, B.C., Riede, J.O. and de Castro, F. (2011), "The susceptibility of species to primary extinctions in model communities". *Basic Apply Ecology*, Vol 12 No. 7, pp. 590 – 599.
- Bodini, A., Bellingeri, M., Allesina, S. and Bondavalli, C. (2009), “Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action.”, *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, Vol. 364 No. 1524, pp. 1725–1731.

- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. and Forister, M.L. (2003), “The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization.”, *The American naturalist*, Vol. 161 No. 1, pp. 1–28.
- Botto, F., Gaitán, E., Mianzan, H., Acha, M., Giberto, D., Schiariti, A. and Iribarne, O. (2011), “Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: An evaluation using stable isotopes”, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 92 No. 1, pp. 70–77.
- Briand, F. and Cohen, J.E. (1984), “Community food webs have scale-invariant structure”, *Nature*, Vol. 307 No. 5948, pp. 264–267.
- Bruno, J.F. and O’Connor, M.I. (2005), “Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web”, *Ecology Letters*, Vol. 8 No. 10, pp. 1048–1056.
- Cagnolo, L., Salvo, A. and Valladares, G. (2011), “Network topology: Patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs”, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 80 No. 2, pp. 342–351.
- Caicedo, J.A., Zapata, L.A., Navia, A.F. and Mejía-Falla, P.A. (2009) “Peces marinos migratorios en Colombia”. Plan Nacional de las especies migratorias. Diagnostico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia. MAVDT, WWF 214 p.
- Cameron, G.N. (1972), “Analysis of insect trophic diversity in two salt marsh communities”, *Ecology*, Vol. 53, pp. 58–73.
- Cantera, J.R., Neira, R., Ricaurte, C. (1998), *Bioerosión en la costa Pacífica colombiana: un estudio de la biodiversidad, la ecología y el impacto de los animales destructores de acantilados rocosos sobre el hombre*. Fondo FEN.
- Cantera K, J.R., Thomassin, B.A. and Arnaud, P.M. (1999), “Faunal zonation and assemblages in the Pacific Colombian mangroves”, *Hydrobiologia*, Vol. 413, pp. 17–33.

- Caraco, N.F., Cole, J.J., Raymond, P.A., Strayer, D.L., Pace, M.L., Findlay, S.E.G. and Fischer, D.T. (1997), “Zebra mussel invasion in a large, turbid river: Phytoplankton response to increased grazing”, *Ecology*, Vol. 78 No. 2, pp. 588–602.
- Careddu, G., Costantini, M.L., Calizza, E., Carlino, P., Bentivoglio, F., Orlandi, L. and Rossi, L. (2015), “Effects of terrestrial input on macrobenthic food webs of coastal sea are detected by stable isotope analysis in Gaeta Gulf”, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 154 No. 1, pp. 158–168.
- Carlisle, A.B., Goldman, K.J., Litvin, S.Y., Madigan, D.J., Bigman, J.S., Swithenbank, A.M., Kline, T.C. and Block, B. A. (2015), “Stable isotope analysis of vertebrae reveals ontogenetic changes in habitat in an endothermic pelagic shark”, *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol 282 No. 1799, pp. 20141446.
- Carscallen, W.M. a and Romanuk, T.N. (2012), “Structure and robustness to species loss in Arctic and Antarctic ice-shelf meta-ecosystem webs”, *Ecological Modelling*, Elsevier B.V., Vol. 245, pp. 208–218.
- Caut, S., Angulo, E. and Courchamp, F. (2009), “Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction”, *Journal of Applied Ecology*, Vol. 46 No. 2, pp. 443–453.
- Cohen, J.E. (1977), “Food webs and the dimensionality of trophic niche space.”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 74 No. 10, pp. 4533–4536.
- Cohen, J.E. (1978), “Food webs and niche space.”, *Monographs in population biology*, No. 11, pp. 1–189.
- Cohen, J.E. (1990), “A stochastic theory of community food webs. VI: heterogeneous alternatives to the cascade model”, *Theoretical Population Biology*, Vol. 37 No. 1, pp. 55–90.

- Cohen, J.E. and Briand, F. (1984), "Trophic links of community food webs.", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 81 No. 13, pp. 4105–4109.
- Cohen, J.E., Pimm, S.L., Yodzis, P. and Saldaña, J. (1993), "Body sizes of animal predators and animal prey in food webs", *Journal of Animal Ecology*, Vol. 62, pp. 67–78.
- Cohen, J.E., Schoenly, K., Heong, K.L., Justo, H., Arida, G., Barrion, A.T. and Litsinger, J. (1994), "A food web approach to evaluating the effect of dynamics on insect pest population insecticide spraying rice ecosystem in a Philippine irrigated rice ecosystem", *Journal of Applied Ecology*, Vol. 31 No. 4, pp. 747–763.
- Coll, M. and Libralato, S. (2012), "Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea", *Fish and Fisheries*, Vol. 13 No. 1, pp. 60–88.
- Coll, M., Lotze, H.K. and Romanuk, T.N. (2008), "Structural degradation in mediterranean sea food webs: Testing ecological hypotheses using stochastic and mass-balance modelling", *Ecosystems*, Vol. 11 No. 6, pp. 939–960.
- Coll, M., Palomera, I. and Tudela, S. (2009), "Decadal Changes in a NW Mediterranean Sea Food Web in Relation to Fishing Exploitation". *Ecological Modelling*, Vol.220, No.17, pp. 2088-2102.
- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I. & Arneri, E. (2009), Food Web Changes in the Adriatic Sea Over Last Three Decades. *Marine Ecology Progress Series*, Vol.381, (April 2009), pp. 17-37.
- Coll, M., Schmidt, A., Romanuk, T. and Lotze, H.K. (2011), "Food-Web structure of seagrass communities across different spatial scales and human impacts", *PLoS ONE*, Vol. 6 No. 7, doi:10.1371/journal.pone.0022591.

- Connor, E.F., Faeth, S.H., Simberloff, D. and Opler, P.A. (1980), Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects a comparison of introduced and native trees”, *Ecological Entomology*, Vol. 5 No. 3, pp. 205–212.
- Corbisier, T.N., Petti, M.A.V., Soares, L.S.H., Muto, E.Y., Bromberg, S. and Valiela, I. (2014), “Trophic structure of benthic communities in the Cabo Frio upwelling system (southeastern Brazilian shelf): a temporal study using stable isotope analysis”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 512, pp. 23–38.
- Corbisier, T.N., Soares, L.S.H., Petti, M.A. V, Muto, E.Y., Silva, M.H.C., McClelland, J. and Valiela, I. (2006), “Use of isotopic signatures to assess the food web in a tropical shallow marine ecosystem of Southeastern Brazil”, *Aquatic Ecology*, Vol. 40 No. 3, pp. 381–390.
- Cornwell, W.K., Schilck, D.W. and Ackerly, D.D. (2006), “A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume”, *Ecology*, Vol. 87 No. 6, pp. 1465–1471.
- Correa, I. and Morton, R. (2010), “Pacific Coast of Colombia”, *Media*, Vol. 2010.
- Cruz-Escalona, V.H., Morales-Zárate, M. V, Navia, A.F., Rguez-Baron, J.M. and del Monte-Luna, P. (2013), “Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur, México/Functional analysis of the food web of Bahia Magdalena, Baja California Sur, Mexico”, *Latin American Journal of Aquatic Research*, Vol. 41 No. 3, pp. 519–544.
- Csardi, G. and Nepusz, T. (2006), “The igraph software package for complex network research”, *InterJournal*, Vol. Complex Sy, p. 1695.
- Cousins, S. (1987), "The decline of the trophic level concept". *Trends in Ecology and Evolution*, Vol 2, pp. 312–316.
- Dale, J.J., Wallsgrove, N.J., Popp, B.N. and Holland, K.N. (2011), “Nursery habitat use and foraging ecology of the brown stingray *Dasyatis lata* determined from stomach contents, bulk and amino acid stable isotopes”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 433, pp. 221–236.

- Dambacher, J.M., Young, J.W., Olson, R.J., Allain, V., Galván-Magaña, F., Lansdell, M.J., Bocanegra-Castillo, N., Alatorre-Ramirez, V., Cooper, S. P. and Duffy, L.M. (2010), “Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach”, *Progress in Oceanography*, Vol. 86 No. 1-2, pp. 152–165.
- Davenport, S.R. and Bax, N.J. (2002), “A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen”, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 59 No. 3, pp. 514–530.
- De Santana, C.N., Rozenfeld, A.F., Marquet, P. A. and Duarte, C.M. (2013), “Topological properties of polar food webs”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 474, pp. 15–26.
- Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B. and Brose, U. (2014), “Unravelling the complex structure of forest soil food webs: Higher omnivory and more trophic levels”, *Oikos*, Vol. 123, pp. 1157–1172.
- Dunne, J. A., Williams, R.J. and Martinez, N.D. (2002a), “Food-web structure and network theory: The role of connectance and size.”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 99 No. 20, pp. 12917–12922.
- Dunne, J. A., Williams, R.J. and Martinez, N.D. (2002b), “Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance”, *Ecology Letters*, Vol. 5 No. 4, pp. 558–567.
- Dunne, J. A., Williams, R.J. and Martinez, N.D. (2004), “Network structure and robustness of marine food webs”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 273, pp. 291–302.
- Dunne, J.A. (2009), "Food Webs" in Meyers, R.A. (Ed), *Encyclopedia of complexity and systems science*. New York: Springer. pp 3661–3682.
- Elton, C. (1927), *Animal ecology*, MacMillan Co., New York.

- Espinoza, M., Clarke, T.M., Villalobos-Rojas, F. and Wehrtmann, I.S. (2012), "Ontogenetic dietary shifts and feeding ecology of the rasptail skate *Raja velezi* and the brown smoothhound shark *Mustelus henlei* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America", *Journal of Fish Biology*, Vol. 81 No. 5, pp. 1578–1595.
- Estrada, E. (2007). "Characterization of Topological Keystone Species: Local, Global and "Meso-Scale" Centralities in Food Webs". *Ecological Complexity*, Vol.4, No.1-2, pp.48-57.
- Evans, F.C. and Murdoch, W.W. (1968), "Taxonomic composition, trophic structure and seasonal occurrence in a grassland insect community". *Journal of Animal Ecology*, Vol. 37, pp. 259-273.
- Fagan, W.F. (1997), "Omnivory as a stabilizing feature of natural communities.", *The American naturalist*, Vol. 150 No. 5, pp. 554–567.
- Fogel, M.L., Cifuentes, L.A., Velinsky, D.J. and Sharp, J.H. (1992), "Relationship of carbon availability in estuarine phytoplankton to isotopic composition", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 82, pp. 291-300.
- France, R., Chandler, M. and Peters, R. (1998), "Mapping trophic continua of benthic foodwebs: Body size- $\delta^{15}\text{N}$ relationships", *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 174, pp. 301–306.
- Frank, K.T., Petrie, B., Choi, J.S. and Leggett, W.C. (2005), "Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem.", *Science*, Vol. 308 No. 5728, pp. 1621–1623.
- Fredriksen, S. (2003), "Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis", *Marine Ecology-Progress Series*, Vol. 260 No. 1971, pp. 71–81.
- Fry, B. and Sherr, E.B. (1984), " $\delta^{13}\text{C}$ Measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems", *Contributions in Marine Science*, Vol. 27, pp. 13–47.

- Fry, B. and Wainright, S.C. (1991), "Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs", *Marine Ecology Progress Series*.
- Gaichas, S.K. and Francis, R.C. (2008), "Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 65 No. 9, pp. 1965–1982.
- Gallopín, G.C. (1972), "Structural properties of food webs". *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, Vol. 2, pp. 241-282.
- Gauzens, B., Legendre, S., Lazzaro, X. and Lacroix, G. (2013), "Food-web aggregation, methodological and functional issues", *Oikos*, Vol. 122 No. 11, pp. 1606–1615.
- Grant, P.R., Grant, B.R., Smith, J.N., Abbott, I.J. and Abbott, L.K. (1976), "Darwin's finches: population variation and natural selection.", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 73 No. 1, pp. 257–261.
- Harper-Smith, S., Berlow, E.L., Knapp, R.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. (2005), "Communicating ecology through food webs: visualizing and quantifying the effects of stocking alpine lakes with trout" in De Ruiter, P., Moore, J.C., Wolters, V., (Ed.), *Dynamic webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Elsevier/Academic Press. pp. 407-423.
- Hashimoto, K., Matsuda, M., Inoue, D. and Ike, M. (2014), "Bacterial community dynamics in a full-scale municipal wastewater treatment plant employing conventional activated sludge process", *Journal of Bioscience and Bioengineering*, Vol. 118 No. 1, pp. 64–71.
- Heithaus, M.R., Vaudo, J.J., Kreicker, S., Layman, C. A., Krützen, M., Burkholder, D. A., Gastrich, K., Bessey, C., Sarabia, R., Camerom, K., Wirsing, A., Thomson, J.A. and Dunphy-Daly, M.M. (2013), "Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied

marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 481, pp. 225–237.

Hobson, K.A. and Welch, H.E. (1992), “Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using d13C and d15N analysis”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 84 No. 1, pp. 9–18.

Hussey, N.E., Brush, J., McCarthy, I.D. and Fisk, A.T. (2010), “d15N and d13C diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions”, *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, Vol. 155 No. 4, pp. 445–453.

Hussey, N.E., MacNeil, M.A., Olin, J.A., McMeans, B.C., Kinney, M.J., Chapman, D.D. and Fisk, A.T. (2012), “Stable isotopes and elasmobranchs: Tissue types, methods, applications and assumptions”, *Journal of Fish Biology*, Vol. 80 No. 5, pp. 1449–1484.

Hussey, N.E., Macneil, M.A., Mcmeans, B.C., Olin, J. a., Dudley, S.F.J., Cliff, G., Wintner, S.P., Fennessy, S.T. and Fisk, A. T. (2014), “Rescaling the trophic structure of marine food webs”, *Ecology Letters*, Vol. 17 No. 2, pp. 239–250.

Iken, K., Bluhm, B. and Dunton, K. (2010), “Benthic food-web structure under differing water mass properties in the southern Chukchi Sea”, *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, Vol. 57 No. 1-2, pp. 71–85.

Jaksic, F. M. (2001), *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

Jaksic, F. M. (2003), "How much functional redundancy is out there, or, are we willing to do away with potential backup species?" in Bradshaw, G. A. and Marquet, P. A. (Ed.), *How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*. Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin, pp. 255 – 262.

- Jaksic, F. M., Feinsinger, P. and Jimenez, J. E. (1996), "Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrate predators in semiarid Chile". *Conservation Biology*, Vol.10, pp. 252 – 262.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. and Bearhop, S. (2011), "Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R", *Journal of Animal Ecology*, Vol. 80 No. 3, pp. 595–602.
- Jackson, M.C. and Britton, J.R. (2013), "Variation in the trophic overlap of invasive *Pseudorasbora parva* and sympatric cyprinid fishes", *Ecology of Freshwater Fish*, Vol. 22 No. 4, pp. 654–657.
- Jackson, M.C., Donohue, I., Jackson, A.L., Britton, J.R., Harper, D.M. and Grey, J. (2012), "Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology", *PLoS ONE*, Vol. 7 No. 2, doi:10.1371/journal.pone.0031757.
- Jeffries, M.J. and Lawton, J.H. (1985), "Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space", *Freshwater Biology*, Vol. 15, pp. 105–112.
- Jordán, F., Liu, W.C. and Davis, A.J. (2006), "Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs", *Oikos*, Vol. 112 No. 3, pp. 535–546.
- Kadoya, T., Osada, Y. and Takimoto, G. (2012), "Isoweb: A bayesian isotope mixing model for diet analysis of the whole food web", *PLoS ONE*, Vol. 7 No. 7, doi:10.1371/journal.pone.0041057.
- Kones, J.K., Soetaert, K., van Oevelen, D. and Owino, J.O. (2009), "Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach", *Ecological Modelling*, Vol. 220 No. 3, pp. 370–382.

- Lassalle, G., Chouvelon, T., Bustamante, P. and Niquil, N. (2014), “An assessment of the trophic structure of the Bay of Biscay continental shelf food web: Comparing estimates derived from an ecosystem model and isotopic data”, *Progress in Oceanography*, Vol. 120, pp. 205–215.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G. and Post, D.M. (2007), “Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?”, *Ecology*, Vol. 88 No. 1, pp. 42–48.
- Layman, C. A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M. and Bearshop, S. (2012), “Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools”, *Biological Reviews*, Vol. 87 No. 3, pp. 545–562.
- Legendre, L. and Rassoulzadegan, F. (1995), “Plankton and nutrient dynamics in marine waters”, *Ophelia*, Vol. 41, pp. 153–172.
- Lindeman, R. L. (1942), "The trophic-dynamic aspect of ecology". *Ecology*, Vol. 23, pp. 399 – 418.
- Lindeman, R. (1991), “The trophic-dynamic aspect of ecology”, *Bulletin of Mathematical Biology*, Vol. 53 No. 1-2, pp. 167–191.
- Link, J. (2002), “Does food theory work for marine ecosystems?”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 230, pp. 1–9.
- López-García, J., Navia, a. F., Mejía-Falla, P. a. and Rubio, E. a. (2012), “Feeding habits and trophic ecology of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): Sexual, temporal and ontogenetic effects”, *Journal of Fish Biology*, Vol. 80 No. 5, pp. 1563–1579.
- Lotze, H.K., Coll, M. and Dunne, J. a. (2011), “Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean”, *Ecosystems*, Vol. 14 No. 2, pp. 198–222.

- Martinez, N.D. (1991), “Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock lake food web”, *Ecological Monographs*, Vol. 61 No. 4, pp. 367–392.
- Martinez, N.D. (1992), “Constant Connectance in Community Food Webs”, *The American naturalist*, Vol. 139 No. 6, pp. 1208–1218.
- Martinez, N.D. (1994), “Scale-Dependent Constraints on Food-Web Structure”, *The American naturalist*, Vol. 144 No. 6, pp. 935–953.
- McCann, K. and Hastings, A. (1997), “Re-evaluating the omnivory–stability relationship in food webs”, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 264 No. 1385, pp. 1249–1254.
- McGill, B.J., McGill, B.J., Maurer, B.A., Maurer, B.A., Weiser, M.D. and Weiser, M.D. (2006), “Empirical evaluation of neutral theory”, *Ecology*, Vol. 87 No. 6, pp. 1411–23.
- Mejía-Falla, P.A., Navia, A.F., Puentes, V. (2011) “Guía para la identificación de especies de tiburones, rayas y quimeras de Colombia”. Bogotá, D.C.: Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible; Corporación para el Desarrollo Sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina – CORALINA; Gobernación de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Fundación SQUALUS 338 p.
- Menge, B. A. (1995), “Indirect Effects in Marine Rocky Intertidal Interaction Webs : Patterns and Importance”, *Ecological Monographs*, Vol. 65 No. 1, pp. 21–74.
- Menge, B.A. and Sutherland, J.P. (1976), “Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity”, *The American Naturalist*, Vol. 110 No. 973, pp. 351-369.
- Middelburg, J.J. (2014), “Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom”, *Biogeosciences*, Vol. 11 No. 8, pp. 2357–2371.

- Minagawa, M. and Wada, E. (1984), “Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age”, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, Vol. 48, pp. 1135-1140.
- Montoya, J.M. and Solé, R. V. (2002), “Small world patterns in food webs.”, *Journal of theoretical biology*, Vol. 214 No. 3, pp. 405–412.
- Montoya, J.M., Solé, R. V. and Rodríguez, M.Á. (2001), “La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas”, *Ecosistemas*, Vol. 10 No. 2.
- Montoya, J.M., Pimm, S.L. and Solé, R. V. (2006), “Ecological networks and their fragility.”, *Nature*, Vol. 442 No. 7100, pp. 259–264.
- Moran, V.C. and Southwood, T.R.E. (1982), “The Guild Composition of Arthropod Communities in Trees”, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 51 No. 1, pp. 289–306.
- Morissette, L., Castonguay, M., Savenkoff, C., Swain, D.P., Chabot, D., Bourdages, H., Hammill, M.O. and Hanson, J.M. (2009), “Contrasting changes between the northern and southern Gulf of St. Lawrence ecosystems associated with the collapse of groundfish stocks”, *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, Vol. 56 No. 21-22, pp. 2117–2131.
- Morlon, H., Kefi, S. and Mertinez, N.D. (2014), “Effects of trophic similarity on community composition”, *Ecology Letters*, Vol. 17, pp. 1495–1506.
- Naeem, S. (1998), “Species redundancy and ecosystem reliability”, *Conservation Biology*, Vol. 12 No. 1, pp. 39-45.
- Navia, A.F. (2013), *Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del pacífico colombiano*. PhD Thesis, CicimarIPN.
- Navia, A., Cortés, E., Jordán, F., Cruz-Escalona, V. and Mejía-Falla, P.A. (2012), “Changes to marine trophic networks caused by fishing”, *Diversity of Ecosystems*, pp. 417-452.

- Navia, A.F., Cortés, E. and Mejía-Falla, P. a. (2010), “Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia”, *Ecological Modelling*, Vol. 221 No. 24, pp. 2918–2926.
- Navia, A.F., Mejía-Falla, P. a and Giraldo, A. (2007), “Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific.”, *BMC ecology*, Vol. 7, pp. 8-17.
- Newman M.E.J. (2003), “The structure and function of complex networks”, *SIAM Review*, Vol. 45 No. 2, pp. 167–256.
- Newsome, S.D., del Rio, C.M., Bearhop, S. and Phillips, D.L. (2007), “A niche for isotopic ecology”, *Frontiers in Ecology and the Environment*, Vol. 5 No. 8, pp. 429–436.
- O’Connor, N.E., Emmerson, M.C., Crowe, T.P. and Donohue, I. (2013), “Distinguishing between direct and indirect effects of predators in complex ecosystems”, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 82 No. 2, pp. 438–448.
- O’Gorman, E.J., Yearsley, J.M., Crowe, T.P., Emmerson, M.C., Jacob, U. and Petchey, O.L. (2011), “Loss of functionally unique species may gradually undermine ecosystems.”, *Proceedings. Biological sciences of The Royal Society*, Vol. 278 No. 1713, pp. 1886–1893.
- Odum, E.P. (1959), *Foundations of Ecology*. Saunders
- Olive, P.J.W., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Richards, G. and Welch, R. (2003), “Isotope trophic-step fractionation: A dynamic equilibrium model”, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 72 No. 4, pp. 608–617.
- Opitz, S. (1996), *Trophic interactions in Caribbean coral reefs*. Manila: the International Center for Living Aquatic Resources Management.
- Paine, R.T. (1988), “Food Webs: Road Maps of Interaction or Grist for Theoretical Development?”, *Ecology*, Vol. 69, pp. 1648-1654.

Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. and Jackson, A.L. (2010), “Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation”, *PLoS ONE*, Vol. 5 No. 3, pp. 1–5.

Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2008) SIAR: Stable isotope analysis in R

Parnell A, Jackson AL (2013) Siar: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.2.

<http://CRAN.R-project.org/package=siar>

Perkins, M.J., McDonald, R. a., Van Veen, F.J.F., Kelly, S.D., Rees, G. and Bearhop, S. (2014),

“Application of nitrogen and carbon stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to quantify food chain length and trophic structure”, *PLoS ONE*, Vol. 9 No. 3, doi:10.1371/journal.pone.0093281.

Peterson, B.J., Howarth, R.W. and Garritt, R.H. (1985), “Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs.”, *Science*, Vol. 227 No. 4692, pp. 1361–1363.

Pianka, E.R. (1990), “Guild structure in desert lizards”, *Oikos*, Vol. 35, pp. 194–201.

Pimm, S.L. (2002), *Food webs*. London: The University of Chicago Press.

Pinnegar, J.K. and Polunin, N.V.C. (2004), “Predicting indirect effects of fishing in

Mediterranean rocky littoral communities using a dynamic simulation model”, *Ecological Modelling*, Vol. 172 No. 2, pp. 249–267.

Polis, G.A. (1991), “Complex Trophic Interactions in Deserts: An Empirical Critique of Food-Web Theory”, *The American Naturalist*, Vol. 138 No. 1, pp. 123-155.

Post, D.M. (2002), “Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions”, *Ecology*, Vol. 83 No. 3, pp. 703–718.

Post, D.M. (2003), “Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass”, *Ecology*, Vol. 84 No. 5, pp. 1298–1310.

Post, D.M. (2010), “Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position : Models , Methods , and Assumptions”, Vol. 83 No. 3, pp. 703–718.

- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J. and Montaña, C.G. (2007), “Getting to the fat of the matter: Models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses”, *Oecologia*, Vol. 152 No. 1, pp. 179–189.
- Post, D.M. and Takimoto, G. (2007), “Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length”, *Oikos*, Vol. 116 No. 5, pp. 775–782.
- Poveda, I.C., Rojas, C., Rudas, A., Rangel, J.O. (2004), "El Chocó biogeográfico: ambiente físico" in Rangel, O.J. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. pp. 1-22.
- Quevedo, M., Svanbäck, R. and Eklöv, P. (2009), “Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity”, *Ecology*, Vol. 90 No. 8, pp. 2263–2274.
- Quillfeldt, P., McGill, R.A.R. and Furness, R.W. (2005), “Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: Review and case study of Wilson’s storm-petrel”, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 295, pp. 295–304.
- R Development Core Team (2014), R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Raymond, B., Marshall, M., Nevitt, G., Gillies, C.L., Den, J. Van, Stark, J.S., Losekoot, M. (2011), “A Southern Ocean dietary database”, *Ecology*, Vol. 92 No. 5, p. 1188.
- Restrepo, J.D., Kjerfve, B., Correa, I.D. and González, J. (2002), “Morphodynamics of a high discharge tropical delta, San Juan River, Pacific coast of Colombia”, *Marine Geology*, Vol. 192 No. 4, pp. 355–381.
- Richoux, N.B., Vermeulen, I. and Froneman, P.W. (2014), “Stable isotope ratios indicate differential omnivory among syntopic rocky shore suspension-feeders”, *Marine Biology*, Vol. 161 No. 5, pp. 971–984.

- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G. and Moore, J.C. (2006), "Structural asymmetry and the stability of diverse food webs.", *Nature*, Vol. 442 No. 7100, pp. 265–269.
- Rooney, N. and McCann, K.S. (2012), "Integrating food web diversity, structure and stability", *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 27 No. 1, pp. 40–46.
- Root, R.B. (1967), "The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher", *Ecological Monographs*, Vol. 37 No. 4, pp. 317–350.
- Rosenfeld, J.S. (2002), "Functional redundancy in ecology and conservation", *Oikos*, Vol. 98 No. 1, pp. 156–162.
- Sabo, J.L., Finlay, J.C. and Post, D.M. (2009), "Food chains in freshwaters". *Year Ecology and Conservation Biology*, Vol. 2009, pp. 187–220.
- Savenkoff, C., Castonguay, M., Chabot, D., Hammill, M.O., Bourdages, H. and Morissette, L. (2007), "Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: Evidence of a fishery-induced regime shift?", *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 73 No. 3-4, pp. 711–724.
- Savenkoff, C., Swain, D.P., Hanson, J.M., Castonguay, M., Hammill, M.O., Bourdages, H., Morissette, L. and Chabot, D. (2007), "Effects of fishing and predation in a heavily exploited ecosystem: Comparing periods before and after the collapse of groundfish in the southern Gulf of St. Lawrence (Canada)", *Ecological Modelling*, Vol. 204 No. 1-2, pp. 115–128.
- Schmidt, S.N., Olden, J.D., Solomon, C.T. and Vander Zanden, M.J. (2007), "Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data", *Ecology*, Vol. 88 No. 11, pp. 2793–2802.
- Scheffer, M. & Carpenter, S. R. (2003), "Catastrophic Regime Shifts in Ecosystems: Linking Theory to Observation". *Trends in Ecology and Evolution*, Vol.18 No.12, pp. 648-656.

- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Foley, J. A., Folke, C. and Walker, B. (2001), "Catastrophic Shifts in Ecosystems". *Nature*, Vol.413, pp. 591-596.
- Schoener, T.W. (1974), "Resource Partitioning in Ecological Communities", *Science*, Vol. 185 No. 4145, pp. 27–39.
- Schoener, T. W. (1987) "The geographical distribution of rarity". *Oecologia*, Vol. 74 No. 2, pp. 161-173.
- Schoener, T.W. (1989), "Food webs from the small to the large: The Robert H. MacArthur award lecture", *Ecology*, Vol. 70 No. 6, pp. 1559–1589.
- Sepúlveda-Lozada, A., Mendoza-Carranza, M., Wolff, M., Saint-Paul, U. and Ponce-Mendoza, A. (2014), "Differences in food web structure of mangroves and freshwater marshes: evidence from stable isotope studies in the Southern Gulf of Mexico", *Wetlands Ecology and Management*, doi:10.1007/s11273-014-9382-2.
- Shurin, J.B., Gruner, D.S. and Hillebrand, H. (2006), "All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs.", *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, Vol. 273 No. 1582, pp. 1–9.
- Solé RV and Goodwin BC. (2001), "Signs of life: how complexity pervades biology". New York: Basic Books. pp 322
- Solé, R. V and Montoya, J.M. (2001), "Complexity and fragility in ecological networks.", *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, Vol. 268 No. 1480, pp. 2039–2045.
- Srivastava, D.S. and Bell, T. (2009), "Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions", *Ecology Letters*, Vol. 12 No. 10, pp. 1016–1028.
- Stock BC, Semmens BX (2013). MixSIAR GUI User Manual, version 1.0
- Strong, D.R. (1992), "Are Trophic Cascades All Wet? Differentiation and Donor- Control in Speciose Ecosystem", *Ecology*, Vol. 73 No. 3, pp. 747–754.

- Strong, D.R., Lawton, J.H. and Southwood, T.R.E. (1984). *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Oxford: Harvard University Press.
- Svanbäck, R., Quevedo, M., Olsson, J. and Eklöv, P. (2015), “Individuals in food webs : the relationships between trophic position , omnivory and among-individual diet variation”, *Oecologia*, doi:10.1007/s00442-014-3203-4.
- Tecchio, S., van Oevelen, D., Soetaert, K., Navarro, J. and Ramírez-Llodra, E. (2013), “Trophic Dynamics of Deep-Sea Megabenthos Are Mediated by Surface Productivity”, *PLoS ONE*, Vol. 8 No. 5, doi:10.1371/journal.pone.0063796.
- Thompson, R.M. and Townsend, C.R. (2005), “Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams”, *Oikos*, Vol. 108 No. 1, pp. 137–148.
- Thompson, R.M., Hemberg, M., Starzomski, B.M. and Shurin, J.B. (2007), “Trophic levels and trophic tangles: The prevalence of omnivory in real food webs”, *Ecology*, Vol. 88 No. 3, pp. 612–617.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladysz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., et al. (2012), “Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity”, *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 27 No. 12, pp 689-697.
- Trebilco, R., Baum, J.K., Salomon, A.K. and Dulvy, N.K. (2013), "Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life". *Trends in Ecology and Evolution* DOI: 10.1016/j.tree.2013.03.008.
- Valen, L. Van. (1965), “Morphological Variation and Width of Ecological Niche”, *The American Naturalist*, Vol. 99 No. 908, pp. 377-390.
- Vandermeer, J. (2006), "Omnivory and the stability of food webs". *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 238, pp. 497 – 504.

- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N. and Rasmussen, J.B. (1999), “Patterns of Food Chain Length in Lakes: A Stable Isotope Study”, *The American Naturalist*, Vol. 154 No. 4, pp. 406–416.
- Viana, I.G., Valiela, I., Martinetto, P., Monteiro Pierce, R. and Fox, S.E. (2015), “Isotopic studies in Pacific Panama mangrove estuaries reveal lack of effect of watershed deforestation on food webs”, *Marine Environmental Research*, Vol. 103, pp. 95–102.
- Walker, B. H. (1995), "Conserving biological diversity through ecosystem resilience". *Conservation Biology*. Vol. 9, pp. 747 – 752.
- Williams, R.J., Berlow, E.L., Dunne, J. a, Barabási, A.-L. and Martinez, N.D. (2002), “Two degrees of separation in complex food webs.”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 99 No. 20, pp. 12913–12916.
- Williams, R.J. and Martinez, N.D. (2000), “Simple rules yield complex food webs”, *Nature*, Vol. 404 No. 6774, pp. 180–183.
- Williams, R.J. and Martinez, N.D. (2004), “Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data.”, *The American naturalist*, Vol. 163 No. 3, pp. 458–468.
- Van Valen, L. (1965) “Morphological variation and width of ecological niche”, *The American naturalist* Vol. 99, pp. 377–390
- Vander Zanden, M.J. and Vadeboncoeur, Y. (2002), “Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes”, *Ecology*, Vol. 83 No. 8, pp. 2152–2161.
- Viana I.G., Valiela, I., Martinetto, P., Monteiro Pierce, R., Fox, S.E. (2015) “Isotopic studies in Pacific Panama mangrove estuaries reveal lack of effect of watershed deforestation on food webs.”, *Marine Environmental Research*, Vol. 103, pp. 95–102.

Zapata, L.A., Rodríguez, G., Beltrán, B., Gómez, G. (1999) “Evaluación de recursos demersales por el método de área de barrida en el Pacífico colombiano.”, *Boletín científico del INPA* Vol. 6, pp. 177 – 226

Zapata, L.A., Usma, J.S. (2013) Guía de las especies Migratorias de la Biodiversidad en Colombia. Peces, Vol 2. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible / WWF-Colombia. Bogotá DC 486 p.